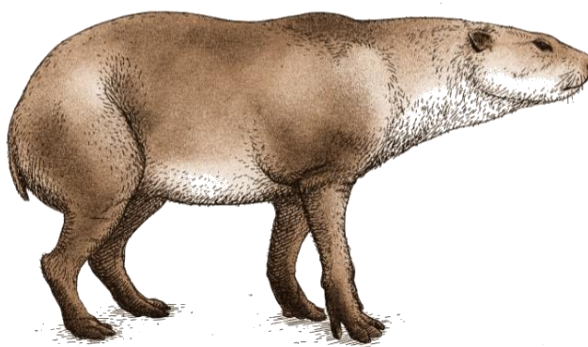
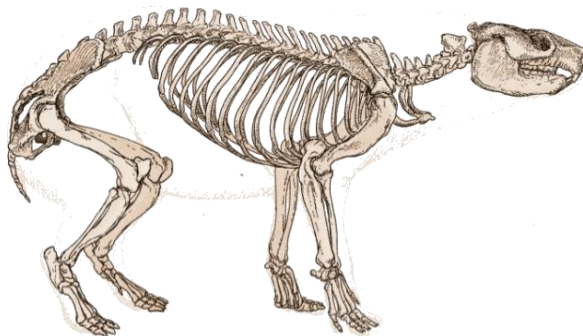


Descripción dentaria y osteológica, anatomía funcional, paleoneurología, sistemática y filogenia de la familia Mesotheriidae (Mammalia, Notoungulata)

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas

MSc Marcos Fernández García

(Marcos Fernández-Monescillo)



Director:
François Pujos

Codirector:
Pierre-Olivier Antoine

Programa de doctorado en Biología (PROBIOL), Universidad Nacional de Cuyo (UNCUYO),
Centro Científico Tecnológico (CCT-Mendoza)

Descripción dentaria y osteológica, anatomía funcional, paleoneurología, sistemática y filogenia de la familia Mesotheriidae (Mammalia, Notoungulata)

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas

MSc Marcos Fernández García
(Marcos Fernández-Monescillo)

Director:
François Pujos

Codirector:
Pierre-Olivier Antoine

Programa de doctorado en Biología (PROBIOL), Universidad Nacional de Cuyo (UNCUYO),
Centro Científico Tecnológico (CCT-Mendoza)

2018

A mis padres

AGRADECIMIENTOS

Por medio de estas palabras quisiera agradecer a todos los que me han ayudado y han estado ahí durante estos años tanto en lo personal como en lo profesional.

En el sentido profesional quisiera agradecer a muchos tantos que quizás a algunos se me olvide mencionarlos. A François Pujos, por aquellos contactos iniciales que se produjeron en abril del 2013, por brindarme la posibilidad de acercarme a estas faunas tan desconocidas para mí en ese momento, y por su apoyo y dedicación durante el proceso de esta tesis. Para seguir, sin duda he de agradecer a Pierre-Olivier Antoine, sobre todo por inculcarme una visión global siempre necesaria en los estudios paleontológicos, además de su continuo apoyo para la resolución de dudas, y por esos buenos momentos compartidos. Gracias a Bernardino Mamani Quispe por permitirme acceder a las colecciones de vertebrados bolivianos a su cargo, y por los buenos momentos vividos en las campañas de campo y la convivencia en el Museo Nacional de Historia Natural (MNHN Bol), La Paz, Bolivia. A Fabiana Mendez Raya, Directora Ejecutiva del MNHN Bol V por facilitarme el acceso a las colecciones. A Maeva Orliac por su fundamental apoyo y enseñanzas sobre el complejo mundo de paleoneurología y por las agradables vivencias compartidas junto a esa hermosa familia y el pequeño Aloys. A Néstor Toledo por sus enriquecedores comentarios sugerencias y revisiones imprescindibles para el resultado final de esta tesis y en general por su buena disposición; de nuevo a Néstor y a Guillermo Cassini por el inmejorable seguimiento durante estos años de doctorado, así como los consejos adicionales. A Darin A. Croft por sus revisiones en los artículos publicados, que ayudaron a mejorar sustancialmente algunos de los capítulos de esta tesis. A Richard C. Hulbert por permitirme el uso de algunas de las imágenes de los fósiles del FMNH. A Jorge A. González por su paleoreconstrucción de *Plesiotypotherium achirensense*. A Federico A. Agrain por la resolución de dudas filogenéticas. A todos los colegas que han participado en las campañas de campo en el altiplano boliviano, en especial a Rubén Andrade, a Laurent Marivaux y a Philippe Münch por esos buenos momentos compartidos. A Mercedes Prámpano por su ayuda en el CCT.

Para continuar tendría que mencionar a todos los que me ayudaron en esas visitas a museos y colecciones por su buena disposición en todo momento, y a tantos que me encontré y conocí. Especialmente destacables la ayuda y buena disposición en las largas visitas y estancias en el Museo Argentino de Ciencias Naturales, gracias a Alejandro Kramarz, Stella M. Álvarez, Laura Chornogubsky; y en el Museo de La Plata por su buena dedicación ofrecida y esos momentos compartidos a Marcelo Reguero y Alejo Scarano. A todos los demás que me ayudaron en diferentes pasantías y visitas Guillaume Billet, Christine Argot, David Rubilar, Guillermo Campos, Bertilde Rossi, Andrea De Sosa Tomas, Margarita Belinchón, Ángel Luis García Rodríguez, Pablo Teta, Sergio Lucero. A Sergio Mosconi por su desinteresada ayuda.

A Analía Forasiepi y a Francisco J. Prevosti por la oportunidad de excavar en las Huayquerías de San Carlos, Mendoza. A Analía además y por la buena disposición en todo

momento para solucionar dudas, y proveerme de bibliografía. A Junior, Cristian, Pancho, Sergio, Seba, Alberto y Ré por esas campañas compartidas.

A Esperanza Cerdeño por las continuas e interesantes discusiones sobre mesoterios y por las ayudas en la bibliografía. A Helder Gomes Rodrigues por las charlas sobre dentición de mesoterios. A Karen Moreno por esas enriquecedoras discusiones, y por esos buenos momentos pasados en Valdivia. A Manolo (Manuel Salesa) y Gema Siliceo por demostrar su apoyo en muchos momentos (buenos y malos) y por las inestimables sugerencias finales para esta tesis. A Mauricio Antón y a Lola Pesquero por esos buenos momentos tanto en el museo como en el campo años atrás. A Blanca y Dani por esos reencuentros madrileños, incluso mendocinos. A Alberto Boscaini por esas charlas infinitas sobre “paleo”, sobre la vida y por tanto compartido.

A mi familia catalana, Paco, María Angels, Alba y Dani. A mi familia francesa Paola, Marie-Helena De La Cruz, Lionel, por reencontrarme con ellos tras tantos años y por los buenos momentos vividos. A los murcianos Juanillo (Juan Esteban Rodríguez), por esa entrañable pasantía valenciana, y a todos los amigos (familia) que se unieron a la visita: Cesar Fernández García, Juanan; y los que quedan: Belén, Croin, El Rules, Marcos, Agus; y a Mari por su hermosa amistad. De nuevo a Juanillo por su brutal trabajo en la paleoreconstrucción. A todos los colegas de Valdebernardo que me esperaron con los brazos abiertos en cada regreso a casa, Antonio, Juanjo, Viti, Paquito, Dani, Héctor, Jorge, y al pequeño Marquitos. A los vallecano-morataleños: Toñin, Viti, Hugo, Jorge, Pepe, Gabi, por esas buenas charlas nocturnas. A Cristo, Clara y Martita por esos reencuentros.

A Andrea y a Darío por el alojamiento por las buenas charlas en Santiago de Chile.

A los pastillitas.

A Eva por tanto compartido y vivido.

A Euge por todas las experiencias vividas.

A todos los de acá: Manuela, Carina, Seba San Luis (Pagano), Alberto, Pao, Analy, Seba, Tucu, Robin, Hernán, Nacho, Pierre, Diego, Andrea, Mati, Lidi, Vale. A Xavi desde la lejanía porteña por su amistad. A los “platenses” Euge, y Carlos.

A las amistades bolivianas, en especial a Rubén Andrade por esas risas y mates compartidos, a Luisa, a Becca y a la porteña-pacense Sofía.

A los que se quedaron atrás en este tiempo, Alejandro mi primo “mi hermano”, y a Stephan Peigne.

A Stee, “aún me caes bien”.

Y de nuevo a mi madre, Margarita García Monescillo, que se lo merece todo, por su fuerza y su lucha; y a mi padre Luis Fernández Sánchez por apoyarme durante toda mi carrera; por todo lo que me habéis dado. Os quiero.

A Kata y Raspu por cambiarme la vida.

Nos vemos.

Esta tesis doctoral fue realizada mediante beca interna doctoral otorgada por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Además contó con el apoyo económico de los proyectos ECOS-FonCyT (A 14U01), *National Geographic Society* (NGS 9971-16), y con el proyecto internacional de colaboración entre el MNHN Bol, el Instituto Argentino de Nivología y Glaciología (IANIGLA) y el ISEM (*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier*) CONICET Proyecto de cooperación N°864/2014).

RESUMEN

Los perisodáctilos actuales se consideran como el grupo más cercano filogenéticamente a los clados sudamericanos fósiles Notoungulata y Litopterna. Estos tres clados han sido propuestos como miembros del nuevo superorden Panperissodactyla. De las trece familias consideradas dentro del orden Notoungulata, la familia Mesotheriidae es ampliamente conocida en el registro fósil sudamericano, con una amplia distribución paleogeográfica y una larga supervivencia desde el Oligoceno hasta el Pleistoceno. Los mesoterios están representados por dos subfamilias: Trachytheriinae y Mesotheriinae. Por un lado, la subfamilia Trachytheriinae está presente tan solo en el Oligoceno, mientras que la subfamilia Mesotheriinae se conoce desde el Mioceno hasta el Pleistoceno.

La familia Mesotheriidae se localiza en latitudes medias y australes del continente sudamericano, la distribución más septentrional de la familia sería el Altiplano boliviano. De forma general se advierte una amplia variabilidad taxonómica de la familia en zonas de la cordillera andina, que ha sido considerada como una zona de alta diversificación. Los mesoterios son reconocidos como el grupo de mamíferos más abundante durante el Mioceno superior en el Altiplano boliviano. Posteriormente, durante la transición del Mioceno superior al Pleistoceno sufren un brusco declive, el cual probablemente esté ligado a cambios altitudinales en esta área andina, y los cambios ambientales derivados, como podría ser un descenso brusco de las temperaturas promedio anuales.

Las comparaciones osteológicas entre ambas subfamilias —Mesotheriinae y Trachytheriinae— permiten establecer importantes diferencias, fundamentalmente en las regiones craneal, mandibular y dentaria, así como de la cavidad endocraneana, mientras que el esqueleto apendicular es muy constante. El estudio morfofuncional del miembro anterior ha permitido inferir facultades excavadoras para los miembros de la familia Mesotheriidae, de lo que se deduce un uso del sustrato propiamente terrestre o subterráneo. En el caso de la subfamilia Mesotheriinae, esta facultad excavadora podría verse incrementada mediante el aparato masticatorio para la remoción del sustrato.

Las características dentarias, craneales y mandibulares diferenciales entre ambas subfamilias indicarían diferencias en el modo o el tipo de alimentación, que en el caso de la subfamilia Trachytheriinae se traduciría en una condición más generalista, mientras que en la subfamilia Mesotheriinae se observa una convergencia evolutiva craneomandibular y dentaria marcadamente rodentiforme. Estas modificaciones podrían relacionarse con las condiciones climáticas y ecológicas que tuvieron lugar en Sudamérica desde el Oligoceno temprano como por ejemplo vulcanismo y mayor aridez. Además, las comparaciones morfológicas de las cavidades endocraneanas de algunos taxones de la subfamilia Mesotheriinae indican similitudes con los roedores actuales. Ambas

subfamilias de Mesotheriidae difieren fuertemente en la morfología de la cavidad cerebral endocraneal, lo que indicaría una distinta paleobiología.

Los estudios cuantitativos realizados en el grado de encefalización en notoungulados, indican un bajo coeficiente de encefalización para la familia Mesotheriidae en comparación con otras familias de notoungulados. En un grupo tan altamente diversificado como son los roedores actuales se han observado diferencias fundamentales en los coeficientes de encefalización relacionados con un uso de sustrato diferencial. Por ejemplo, taxones con uso de sustrato eminentemente ligado al entorno semiterrestre o subterráneo tienen menores valores que los roedores terrestres o arborícolas. Por lo tanto, estos bajos coeficientes de encefalización para la familia Mesotheriidae respecto a otros notoungulados, podrían ser interpretados de la misma manera y por lo tanto, indicar una preferencia de sustrato en el ambiente terrestre o semiterrestres. Los valores de encefalización de los mesoterios durante el tiempo de sobrevivencia de la familia, pueden ser considerados como una estasis, debido a un tipo de vida similar como muestra el esqueleto poscraneal altamente conservativo para la familia.

Los coeficientes de encefalización de los notoungulados han sido comparados con los datos disponibles de los ungulados holárticos en el Oligoceno y en el Mioceno; encontrándose en ambos casos diferencias significativas. La presión depredadora en ambientes holárticos es mucho mayor a las del continente sudamericano en esas mismas épocas geológicas. Por lo tanto, esas diferencias podrían evidenciar a la presión depredadora diferencial como posible modificador del coeficiente de encefalización.

Los análisis sistemáticos de los taxones de la familia Mesotheriidae permiten proponer una serie de sinapomorfias en base a las características morfológicas de muchos de los taxones históricamente considerados en la familia. En este estudio se reconsidera la sistemática del taxón *Pseudotypotherium*, cuya localidad tipo es el yacimiento de Monte Hermoso, Argentina, y cuya especie tipo sería *Ps. maendrum*, además, se consideran otras dos especies (*Ps. insigne* y *Ps. subinsigne*) para este mismo género. El género *Mesotherium* pasa a ser reconocido como un género monoespecífico, y por lo tanto solo se reconoce la especie *Mesotherium cristatum*.

Los análisis filogenéticos efectuados a nivel del orden Notoungulata, indican que la familia Archaeohyracidae, históricamente considerada como el grupo hermano de la familia Mesotheriidae, no debería ser considerada como tal; y su posición se ve sustituida por la familia Hegetotheriidae. Incluso estas tres familias que han sido consideradas como una unidad monofilética, denominada como tipoterios rodentiformes, tampoco es consistente, y por lo tanto, este grupo quedaría exclusivamente compuesto por Hegetotheriidae y Mesotheriidae. Los resultados filogenéticos propios de la familia Mesotheriidae indican que existe un linaje fantasma de la subfamilia Mesotheriinae aún por descubrir durante el Oligoceno superior y el Mioceno temprano. Los

resultados indican una gran proximidad y una posible sinonimia para algunas de las especies consideradas más basales de la familia (*Altitypotherium paucidens*, *A. chucalense* y *Eotypotherium chico*). Se advierten dos grupos monofiléticos: por un lado, las especies *Plesiotypotherium achirensense*, y *Pl. casirensense*, y por otro, *Typotheriopsis chasicoensis* y *Eutypotherium lehmannitschei*. Los resultados filogenéticos no permiten identificar a la especie *Mesotherium cristatum* como una de las más derivadas. Esta condición siempre es compartida con al menos otra especie del género *Pseudotypotherium*. A pesar de este hecho, y de acuerdo a la gran cantidad de autapomorfias exclusivas del taxón *Mesotherium cristatum*, se propone mantener su diferenciación genérica.

ABSTRACT

The clades Notoungulata and Litopterna are considered together with extant perissodactyls as members of the recently proposed superorder Panperissodactyla. Among thirteen notoungulate families, mesotheriids have a good fossil record, further ranging the Oligocene–Pleistocene interval. The family Mesotheriidae is represented by two subfamilies: Trachytheriinae and Mesotheriinae. The former is restricted to Oligocene times, while the latter has been found in Miocene–Pleistocene deposits.

The family shares a wide paleogeographical distribution mainly at mid and high latitudes of the South American continent. The northernmost fossils were found in the Bolivian Altiplano. The high taxonomical variation of mesotheriids in the Andes allows for considering this region as a diversification area for the clade. Mesotheriids have been recognized there as the most abundant mammals in upper Miocene deposits, whereas they seem to have suffered a huge decline in Pliocene–Pleistocene times, probably due to drastic environmental changes related with Andean uplift and with severe temperature drop.

Osteological comparisons between both subfamilies provide mainly cranial, mandibular, dentary and brain endocast differences; meanwhile, postcranial elements are quite constant in terms of morphology. The functional anatomy study of the forelimb allows inferring digging faculties for mesotheriids, and therefore relate them with a terrestrial or subterranean substrate. In addition, cranio-mandibular and dental morphology suggest that mesotheriines may have used their masticatory apparatus for substrate removal purposes, likely to increase their digging faculties.

The different cranial, mandibular and dental patterns between both subfamilies could indicate a distinct feeding mode, related to a more generalist condition in trachytheriines. Mesotheriines show striking cranio-mandibular convergences with rodents, probably related to climatic and ecological changes that have occurred in South America since the early Oligocene (e.g., volcanism and aridity increase). The brain endocast morphology of mesotheriids shows also similarities with rodent endocasts, whereas morphological differences between mesotheriine and trachytheriine brains (e.g., rostral width of the neocortex and flexion telencephalic degree), would indicate distinct paleobiological modes for representatives of both subfamilies.

Encephalization quotients show lower values for Mesotheriidae with respect to other notoungulate families. By analogy with another group diversified both in terms of taxonomic richness and ecological preferences, such as rodents (in which semi-terrestrial forms would show lower values compared with terrestrial and arboreal taxa), the lower encephalic values observed in mesotheriids could further support digging abilities in a terrestrial to subterrestrial environment. The Oligocene–Pleistocene stability of encephalic quotients values as recorded in mesotheriids is

inferred as documenting an evolutionary stasis, which can be related to a common paleobiology, which is evidenced in the family by the high constant postcranial osteology.

Comparison of encephalic quotients of notoungulates with those of Oligocene–Miocene Holarctic ungulates shows significant differences between both groups. Predatory pressure in Holarctic environments was higher than in South America in that interval. Therefore these differences might suggest predatory pressure as a possible driver for encephalic quotient.

Systematic analysis of mesotheriids leads to several synonymies for some taxa historically considered. This study reevaluated *Pseudotypotherium* systematics, recognizing *Ps. maendrum* as the type species, with the type locality at Monte Hermoso, Argentina. Two more species are assigned to this genus, *Ps. insigne* and *Ps. subinsigne*. *Mesotherium* is only represented by its type species *Mesotherium cristatum*, the flagship taxon for mesotheriids.

A morpho-anatomical phylogenetic analysis of Notoungulata shows that Hegetotheriidae is sister taxon to Mesotheriidae, instead of Archaeohyracidae as generally thought. These three families historically form the rodent-like typotheres group, usually considered as being monophyletic. Rodent-like typotheres group are here restricted to Mesotheriidae plus Hegetotheriidae. Trachytheriinae and Mesotheriinae are sister taxa within Mesotheriidae. The Oligocene range of Trachytheriinae implies the existence of a ghost lineage for Mesotheriinae during the same interval. One of the most basal mesotheriines (*Alitypotherium paucidens*, *A. chucalense* y *Eotypotherium chico*) may be synonymous taxa. In addition, two suggested clades gather [*Plesiotypotherium achirens*, *Pl. casirens*] on the one hand, and [*Typotheriopsis chasicensis*, *Eutypotherium lehmannitschei*] on the other hand. The phylogenetic results failed to identify *Mesotherium cristatum* as the most derived taxon, but its position is always shared with other representatives of *Pseudotypotherium*. Despite this fact, the numerous autapomorphies identified for the former species supports its particularity and the monotypic status of *Mesotherium*.

Índice de contenido

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	1
A. ANTECEDENTES Y PRESENTACIÓN DEL ORDEN NOTOUNGULATA	3
CAPÍTULO II. OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO	7
A. OBJETIVOS GENERALES	9
B. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	9
C. HIPÓTESIS	11
CAPÍTULO III. MATERIALES Y MÉTODOS	13
A. MATERIAL	15
B. MÉTODOS	16
a. <i>Revisión sistemática</i>	16
b. <i>Descripciones y medidas lineales dentarias, del esqueleto craneal y poscraneal</i>	16
c. <i>Anatomía morfofuncional y reconstrucción miológica</i>	19
d. <i>Descripciones endocraneales y análisis y cuantitativo</i>	20
e. <i>Análisis filogenético</i>	22
C. TÉRMINOS ANATÓMICOS DIRECCIONALES	25
D. ABREVIACIONES ANATÓMICAS	26
E. MEDIDAS LINEALES Y SUPERFICIES DE LA CAVIDAD ENDOCRANEANA	27
F. RECONSTRUCCIÓN PALEBIOLÓGICA DE <i>PLESIOTYPOTHERIUM ACHIRENSE</i>	27
CAPÍTULO IV MARCO GEOLÓGICO Y PALEOBIOGEOGRÁFICO	29
A. YACIMIENTOS BOLIVIANOS	31
a. <i>Achiri</i>	32
b. <i>Pomata Ayte</i>	34
c. <i>Otros yacimientos bolivianos</i>	37
B. PALEOBIOGEOGRAFÍA Y DISTRIBUCIÓN TEMPORAL	39
CAPÍTULO V. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA	45
A. SUBFAMILIA TRACHYTHERIINAE	49
B. SUBFAMILIA MESOTHERIIDAE	53
C. DISCUSIÓN	85
D. CONCLUSIONES	87
CAPÍTULO VI. DESCRIPCIÓN DENTAL E INFERENCIAS DENTARIAS EVOLUTIVAS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE	89
A. DENTICIÓN SUPERIOR	92
B. DENTICIÓN INFERIOR	98

C.	SECUENCIAS DE ERUPCIÓN DENTARIA y HETEROCRONÍAS	102
D.	CONCLUSIONES	104
CAPÍTULO VII. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA CRANEAL, MANDIBULAR Y DEL ESQUELETO POSCRANEAL DE DISTINTOS TAXONES DE LA FAMILIA MESOTHERIIDAE Y RECONSTRUCCIÓN PALEOBIOLÓGICA DE PLESIOTYPOTHERIUM ACHIRENSE		
A.	CRÁNEO Y MANDÍBULA.....	109
a.	Cráneo.....	109
b.	Mandíbula.....	115
B.	CINTURA PECTORAL Y MIEMBRO ANTERIOR O TORÁCICO	116
a.	Huesos del estilopodio anterior o torácico.....	118
b.	Huesos del zeugopodio anterior o torácico.....	120
c.	Huesos del autopodio anterior.....	122
C.	CINTURA PÉLVICA Y MIEMBRO POSTERIOR O PÉLVICO	132
a.	Huesos del estilopodio posterior.....	133
b.	Huesos del zeugopodio posterior.....	135
c.	Huesos del autopodio posterior.....	137
CAPÍTULO VIII. RECONSTRUCCIÓN MIOLÓGICA Y ANATOMÍA MORFOFUNCIONAL CRANEOMANDIBULAR Y DEL MIEMBRO ANTERIOR DE LA FAMILIA MESOTHERIIDAE.....		
A.	INTRODUCCIÓN.....	147
B.	CRÁNEO Y MANDÍBULA.....	147
a.	Reconstrucción miológica craneana	148
b.	Reconstrucción miológica mandibular.....	149
C.	MIEMBRO ANTERIOR O TORÁCICO Y CINTURA ESCAPULAR.....	150
a.	Articulación escapulohumeral o glenohumeral.....	150
b.	Articulación humeroulnar y humeroradial.....	153
c.	Articulación entre zeugopodio y autopodio.....	157
D.	DISCUSIÓN	158
a.	Aparato masticatorio	158
b.	Anatomía morfofuncional y características de los mamíferos con un uso mayoritario de sustrato de tipo excavador scratch-diggers	158
E.	RECONSTRUCCIÓN PALEOBIOLÓGICA DE PLESIOTYPOTHERIUM ACHIRENSE	161
F.	CONCLUSIONES	161
CAPÍTULO IX. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS		
A.	MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA Y COMPARACIONES	167

a.	<i>Descripciones de la cavidad craneana en mesoterios.....</i>	167
b.	<i>Estimación de masa corporal, cociente de encefalización y coeficientes neocortical y piriforme.....</i>	174
B.	DISCUSIÓN.....	181
a.	<i>Evolución del tamaño endocraneal en mesoterios.....</i>	181
b.	<i>Olfacción.....</i>	182
c.	<i>Impacto del tamaño de muestra en las estimaciones del encefalización.....</i>	183
C.	CONCLUSIONES	155
CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE		187
A.	TAXONES.....	189
B.	CARACTERES.....	190
C.	ANÁLISIS	190
D.	RESULTADOS	191
a.	<i>Análisis A.....</i>	191
b.	<i>Análisis B.....</i>	207
c.	<i>Análisis C.....</i>	213
E.	DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	216
a.	<i>Análisis A.....</i>	216
b.	<i>Análisis B.....</i>	217
c.	<i>Análisis C.....</i>	218
CAPÍTULO XI. CONCLUSIONES.....		212
ANEXO I. CAPÍTULO III. MATERIALES Y MÉTODOS.....		231
ANEXO II. CAPÍTULO IV. DESCRIPCIÓN DENTAL E INFERENCIAS DENTARIAS EVOLUTIVAS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE.....		249
ANEXO III. CAPÍTULO VII. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA CRANEAL, MANDIBULAR Y DEL ESQUELETO POSCRANEAL DE DISTINTOS TAXONES DE LA FAMILIA MESOTHERIIDAE		271
ANEXO IV. CAPÍTULO VIII. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS.....		293
ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE.....		307
Bibliografía.....		361

Índice de figuras

Figura III. 1. Medidas de los huesos del miembro anterior	17
Figura III. 2. Medidas dentarias superiores.	18
Figura III. 3. Términos anatómicos direccionales empleados en cráneo y mandíbula.	25
Figura III. 4. Términos anatómicos direccionales empleados en dientes superiores e inferiores.	25
Figura III. 5. Términos anatómicos direccionales usados para los elementos poscraneales apendiculares.	26
Figura III. 6. Medidas lineales tomadas en las cavidades endocraneales de acuerdo a Macrini (2009).	27
Figura III. 7. Cavidades endocraneales en las que se muestran las superficies estimadas del neocórtex (superficie neocortical) y del lóbulo piriforme.	27
Figura III. 8. Medidas relativas corporales de <i>Plesiotypotherium achirens</i> .	28
Figura IV. 1. Mapa de Bolivia con los yacimientos neógenos en los que se han encontrado mesoterios.	32
Figura IV. 2. Mapa geológico del yacimiento de Achiri (provincia de Pacajes, departamento de La Paz, Bolivia) donde se puede observar las localidades en las que fueron encontrados fósiles de vertebrados y las formaciones Mauri y Ulloma.	33
Figura IV. 3. Composición faunística del yacimiento de Achiri, mostrando las porcentajes de distribución de distintas familias de mamíferos en cantidad de especímenes.	33
Figura IV. 4. Mapa geológico del área de los yacimientos miocénicos y pliocénicos de Pomata Ayte (provincia de Carangas, departamento de Oruro, Bolivia) donde se puede apreciar la localidad fosilífera de Pomata-Ayte y las formaciones Crucero y Umala.	34
Figura IV. 5. Sección oeste (O) este (E) del anticlinal del yacimiento de Pomata Ayte, modificado de Hoffstetter <i>et al.</i> (1972) y en la cuales están mencionadas las dataciones absolutas realizadas sobre tobas volcánicas.	35
Figura IV. 6. Composición faunística del yacimiento de Pomata Ayte mostrando las porcentajes de distribución de distintas familias en cantidad de especímenes.	35
Figura IV. 7. Sección sedimentaria del lado este del anticlinal, en dirección oeste este. La imagen del hueso indica los sedimentos en los que se han encontrado restos de mesoterios.	36
Figura IV. 8. Reconstrucción en vida de <i>Plesiotypotherium achirens</i> procedente del yacimiento de Pomata Ayte.	37
Figura IV. 9. Mapa de distribución geográfica de la subfamilia Trachytheriinae donde se puede apreciar los yacimientos oligocenos (círculos y azul) de Argentina, Bolivia, Chile y Perú.	39

Figura IV. 10. Mapa de distribución geográfica de la subfamilia Mesotheriinae y de los yacimientos de Argentina, Bolivia y Chile en los cuales se han encontrado.	42
Figura IV. 11. Mapa de distribución geográfica de la subfamilia Mesotheriinae y de los yacimientos en los que se han encontrado durante el Plioceno (línea continua) y el Pleistoceno (línea discontinua).	42
Figura VI. 1. Il de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	92
Figura VI. 2. Series molares superiores deciduales en taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	93
Figura VI. 3. Maxilar de <i>Pseudotypotherium maendrum</i> (MACN PV 9531) con los dientes M2, M1, DP4, DP3 y DP2 en vista lingual.	94
Figura VI. 4. Series premolares y molares superiores de taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	95
Figura VI. 5. Series premolares y molares superiores de los taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	96
Figura VI. 6. Serie molar y premolar superior definitiva (P3-M3) de la subfamilia Mesotheriinae, con la nomenclatura dentaria empleada.	97
Figura VI. 7. Patrones de desgaste de la dentición superior en taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	98
Figura VI. 8. i1 en vista oclusal de los taxones de la familia Mesotheriidae.	99
Figura VI. 9. Serie premolar y molar de especímenes juveniles o preadultos de la subfamilia Mesotheriinae	100
Figura VI. 10. Serie premolar-molar inferior de la familia Mesotheriidae.	101
Figura VI. 11. Serie molar y premolar inferior decidual (DP3-DP4) y definitiva (M1-M3) y de la subfamilia Mesotheriinae.	102
Figura VI. 12. Secuencia de erupción dentaria del maxilar y de la mandíbula en la subfamilia Mesotheriinae.	104
Figura VII. 1. Cráneo de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN.F.ACH 26, holotipo) del Mioceno superior del yacimiento de Achiri, Bolivia; en vista dorsal y localización de las estructuras y las suturas óseas.	110
Figura VII. 2. Cráneo de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN.F.ACH 26, holotipo) del Mioceno superior del yacimiento de Achiri, Bolivia; en vista lateral y localización de estructuras y suturas óseas.	111
Figura VII. 3. Parte caudal de cráneo en la que se observan los forámenes externos, en vista ventrolateral de <i>Pseudotypotherium maendrum</i> (MACN PV 2925).	113
Figura VII. 4. Anatomía craneana de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN.F.ACH 26, holotipo) del Mioceno superior del yacimiento de Achiri, Bolivia; en vista ventral y localización de estructuras y suturas óseas.	114
Figura VII. 5. Parte caudal del fragmento de cráneo de <i>Microtypotherium choquecotense</i> (MNHN Bol V 11709).	115
Figura VII. 6. Mandíbula de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 12669).	116
Figura VII. 7. Clavículas de algunos miembros de la subfamilia Mesotheriinae.	117

Figura VII. 8. Escapulas de algunos representantes de la subfamilia Mesotheriinae.	117
Figura VII. 9. Húmeros de taxones de la familia Mesotheriidae.	118
Figura VII. 10. Ulnas de taxones de la familia Mesotheriidae.	120
Figura VII. 11. Radios de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	121
Figura VII. 12. Sesamoideos radiales de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	122
Figura VII. 13. Esquema de los huesos del autopodio anterior derecho en posición anatómica de <i>Mesotherium cristatum</i> .	123
Figura VII. 14. Escafoides de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	123
Figura VII. 15. Semilunares de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	124
Figura VII. 16. Piramidales de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	124
Figura VII. 17. Pisiformes de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	125
Figura VII. 18. Unciformes de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	125
Figura VII. 19. Magnum de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	126
Figura VII. 20. Trapezoides de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	127
Figura VII. 21. Trapecios de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	127
Figura VII. 22. Metacarpos I de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	128
Figura VII. 23. Metacarpos II de taxones de la familia Mesotheriidae.	128
Figura VII. 24. Metacarpos III de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	129
Figura VII. 25. Metacarpos IV de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	130
Figura VII. 26. Metacarpos V de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	131
Figura VII. 27. Pelvis de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	133
Figura VII. 28. Fémures de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	134
Figura VII. 29. Tibias de la subfamilia Mesotheriinae	135
Figura VII. 30. Fíbulas de la subfamilia Mesotheriinae.	136

Figura VII. 31. Esquema de los huesos del autopodio posterior en posición anatómica de <i>Entypotherium lehmannischei</i> (MLP 12-1701, holotipo), en vista dorsal.	137
Figura VII. 32. Astrágalos de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	138
Figura VII. 33. Calcáneos de distintos taxones de la familia Mesotheriidae.	139
Figura VII. 34. Naviculares de la familia Mesotheriinae.	140
Figura VII. 35. Cuboides de la subfamilia Mesotheriinae.	140
Figura VII. 36. Ectocuneiforme de la subfamilia Mesotheriinae.	141
Figura VII. 37. Mesocuneiformes de la subfamilia Mesotheriinae.	141
Figura VII. 38. Entocuneiforme de la subfamilia Mesotheriinae.	142
Figura VII. 39. Metatarsos II de la subfamilia Mesotheriinae.	142
Figura VII. 40. Metatarsos III de la subfamilia Mesotheriinae.	143
Figura VII. 41. Metatarsos IV de la subfamilia Mesotheriinae.	144
Figura VIII. 1. Cráneo de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN.F. ACH 26, holotipo) con los orígenes de inserciones musculares en vistas.	148
Figura VIII. 2. Inserciones musculares mandibulares.	149
Figura VIII. 3. Ilustración de la reconstrucción miológica del miembro anterior en vista lateral de <i>Plesiotypotherium achirens</i> .	152
Figura VIII. 4. Vista lateral del entepicóndilo del húmero derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 12987) mostrando las inserciones musculares de los principales músculos flexores del antebrazo.	153
Figura VIII. 5. Ilustración en vista medial de la reconstrucción miológica del miembro anterior de <i>Plesiotypotherium achirens</i> .	155
Figura VIII. 6. Líneas esquemáticas de acción durante la excavación.	159
Figura VIII. Reconstrucción paleobiológica del esqueleto de <i>Plesiotypotherium achirens</i> .	161
Figura IX. 1. Reconstrucción digital de la cavidad endocraneana del traquiterino <i>Trachytherus spegazzinianus</i> (UNPSJB PV-112).	169

Figura IX. 2. Reconstruction digital de la cavidad endocraneana del mesoterino <i>Plesiotypotherium achirense</i> (MNHN.F.ACH 26, holotipo).	170
Figura IX. 3. Reconstrucción digital de la cavidad craneana del mesoterino <i>Pseudotypotherium maendrum</i> (MACN 2925).	171
Figura IX. 4. Reconstrucción digital de la cavidad endocraneana del mesoterino <i>Mesotherium cristatum</i> (MNHN.F.PAM 2, holotipo).	172
Figura IX. 5. Reconstrucciones digitales de las cavidades endocraneales de la familia Mesotheriidae en vista dorsal mostrando el patrón de circunvoluciones cerebrales observables.	173
Figura IX. 6. Parte caudal del cráneo en vista ventrolateral de <i>Pseudotypotherium maendrum</i> (MACN PV 2925).	174
Figura IX. 7. Cocientes de encefalización EQ1 (Jerison, 1973) y EQ2 (Eisenberg, 1981) en distintas familias de notoungulados a través del tiempo (desde el Oligoceno hasta el Pleistoceno).	176
Figura IX. 8. Diagrama de cajas (<i>Box-plot</i>) de los EQ1 (Jerison, 1973) en artiodáctilos y notoungulados del Oligoceno y Mioceno.	177
Figura IX. 9. Estimaciones en porcentajes de los coeficientes de encefalización (parte superior) y del coeficiente piriforme (parte inferior) a través del tiempo para los mesoterios incluidos en esta tesis.	179
Figura X. 1. Árbol filogenético de consenso estricto del orden Notoungulata mostrando las relaciones filogenéticas de la familia Mesotheriidae en base a tres arboles de 900 pasos, y al análisis de todos los caracteres (caracteres craneales, dentarios y poscraneales). CI= 0,442; IR= 0,597. Se muestra el número de nodos y los índices de Bremer para cada nodo (<i>cursiva</i>).	192
Figura X. 2. Diferencias filogenéticas de los arboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis filogenético usando TNT y PAUP, a partir del nodo 26.	205
Figura X. 3. Árbol filogenético de consenso estricto del orden Notoungulata mostrando las relaciones filogenéticas de la familia Mesotheriidae en base al análisis de dos árboles (análisis B) de 862 pasos y considerando todos los caracteres craneales, dentarios y poscraneales (CI: 0,454 y IR: 0,606. Se indica el número de nodos.	208
Figura X. 4. Diferencias filogenéticas de los arboles igualmente parsimoniosos resultantes usando TNT y PAUP, a partir del nodo 26.	213

Figura X. 5. Árbol de consenso estricto del orden Notoungulata mostrando las relaciones filogenéticas de la familia Mesotheriidae en base al análisis de dos árboles (análisis C1) de 741 pasos, y considerando todos los caracteres craneales, mandibulares y dentarios (CI: 0,428; IR: 0,604).	214
Figura X. 6. Árbol de consenso estricto del orden Notoungulata mostrando las relaciones filogenéticas de la familia Mesotheriidae en base al análisis de dos árboles (análisis C2) de 236 pasos y considerando todos los caracteres cráneomandibulares (CI: 0,466; IR: 0,637).	215
Figura X. 7. Árbol de consenso estricto del orden Notoungulata mostrando las relaciones filogenéticas de la familia Mesotheriidae en base al análisis de dos árboles (análisis C3) de 476 pasos y considerando todos los caracteres dentarios (CI: 0,439; IR: 0,632).	216
Figura 1. Anexo II. <i>Box-plot</i> de las medidas del I1 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	251
Figura 2. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del I1 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	252
Figura 3. Anexo II. <i>Box-plot</i> de las medidas del P3 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	253
Figura 4. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del P3 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	253
Figura 5. Anexo II. <i>Box-plot</i> de las medidas del P4 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	254
Figura 6. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del P4 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	255
Figura 7. Anexo II. <i>Box-plot</i> de las medidas del M1 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	256
Figura 8. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del M1 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	256
Figura 9. Anexo II. <i>Box-plot</i> de las medidas del M2 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	257
Figura 10. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del M2 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	258
Figura 11. Anexo II. <i>Box-plot</i> de las medidas del M3 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	259
Figura 12. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del M3 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	259
Figura 13. Anexo II. <i>Box-plot</i> de las medidas del i1 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	260
Figura 14. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del i1 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	261
Figura 15. Anexo II. <i>Box-plot</i> de las medidas del i2 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	262

Figura 16. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del i2 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	262
Figura 17. Anexo II. <i>Box-plot</i> de las medidas del p4 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	263
Figura 18. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del p4 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	264
Figura 19. Anexo II. <i>Box-plot</i> de las medidas del m1 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	265
Figura 20. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del m1 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	265
Figura 21. Anexo II. <i>Box-plot</i> de las medidas del m2 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	266
Figura 22. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del m2 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	267
Figura 23. Anexo II. <i>Box-plot</i> de las medidas del m3 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	268
Figura 24. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del m3 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	268
Figura 25. Anexo II. Maxilares y mandíbulas de distintos ejemplares de mesoterios mostrando algunos cambios ontogenéticos de premolares y molares superiores e inferiores	269
Figura 1. Anexo III. Cráneos en vista dorsal de la subfamilia Mesotheriinae.	273
Figura 2. Anexo III. Cráneos en vista lateral de la subfamilia Mesotheriinae.	274
Figura 3. Anexo III. Cráneos en vista ventral de la subfamilia Mesotheriinae.	275
Figura 4. Anexo III. Mandíbulas en vista lateral de la subfamilia Mesotheriinae.	276
Figura 5. Anexo III. Mandíbulas en vista lateral de la subfamilia Mesotheriinae	277
Figura 6. Anexo III. Húmero derecho de <i>Plesiotypotherium achirensense</i> (MNHN Bol V 12684).	277
Figura 7. Anexo III. Ulna derecha de <i>Plesiotypotherium achirensense</i> (MNHN Bol 12684).	278
Figura 8. Anexo III. Radio derecho de <i>Plesiotypotherium achirensense</i> (MNHN Bol 12684).	278
Figura 9. Anexo III. Escafoides izquierdo de <i>Plesiotypotherium achirensense</i> (MNHN Bol 12733).	279
Figura 10. Anexo III. Semilunar izquierdo de <i>Plesiotypotherium achirensense</i> (MNHN Bol 12733).	279
Figura 11. Anexo III. Piramidal derecho de <i>Plesiotypotherium achirensense</i> (MNHN Bol 12734).	280
Figura 12. Anexo III. Pisiforme derecho de <i>Plesiotypotherium achirensense</i> (MNHN Bol V 12746).	280
Figura 13. Anexo III. Unciforme derecho de <i>Plesiotypotherium achirensense</i> (MNHN Bol V 9102).	281

Figura 14. Anexo III. Magnum derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 12664).	281
Figura 15. Anexo III. Trapezoide derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 3336).	282
Figura 16a. Anexo III. Trapecio derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 12757).	282
Figura 16b. Anexo III. Sesamoideo palmar derecho asociado con trapecio (difuminado) de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 12687).	282
Figura 17. Anexo III. Metacarpo I derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 3336).	283
Figura 18. Anexo III. Metacarpo II derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 3336).	283
Figura 19. Anexo III. Metacarpo III derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 3336).	284
Figura 20. Anexo III. Metacarpo IV izquierdo de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN.F.ACH 26, holotipo).	284
Figura 21. Anexo III. Metacarpo V derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 3336).	285
Figura 22. Anexo III. Fémur izquierdo de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 3332).	285
Figura 23. Anexo III. Tibia derecha de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (= <i>Pl. majus</i> ; MNHN.F. ACH 40).	286
Figura 24. Anexo III. Fíbula izquierda de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (= <i>Pl. majus</i>) (MNHN.F. ACH 76).	286
Figura 25. Anexo III. Astrágalo izquierdo de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 9880).	286
Figura 26. Anexo III. Calcáneo derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 9880).	287
Figura 27. Anexo III. Navicular derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 12750).	287
Figura 28. Anexo III. Cuboides izquierdo de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 3432).	288
Figura 29. Anexo III. Ectocuneiforme izquierdo de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 3432).	288
Figura 30. Anexo III. Mesocuneiforme derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 3336).	289
Figura 31. Anexo III. Entocuneiforme izquierdo de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 3443).	289
Figura 32. Anexo III. Metatarso I izquierdo de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 3738).	290
Figura 33. Anexo III. Metatarso II izquierdo de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 12662).	290
Figura 34. Anexo III. Metatarso III derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol 3336).	291
Figura 35. Anexo III. Metatarso IV derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN.F.ACH 26, holotipo).	291
Figura 36. Anexo III. Metatarso V derecho de <i>Plesiotypotherium achirens</i> (MNHN Bol V 6546).	292
Figura 1. Anexo IV. Coeficientes de encefalización EQ1 (Jerison, 1973) y EQ2 (Eisenberg, 1981), en las distintas familias de notoungulados desde el Oligoceno al Pleistoceno.	306

Figura 2. Anexo IV. Coeficientes de encefalización EQ1 (Jerison, 1973) y EQ2 (Eisenberg, 1981), en las distintas familias de notoungulados desde el Oligoceno al Pleistoceno.	306
Figura 1. Anexo V. Se muestra los soportes de Bootstrap, del análisis A, efectuados sobre los tres arboles más parsimoniosos obtenidos con TNT.	347
Figura 2. Anexo V. Se muestran los soportes de Jackknife, del análisis A, efectuados sobre los tres arboles más parsimoniosos obtenidos con TNT.	348
Figura 3. Anexo V. Muestra la topología del análisis B, del árbol de consenso en base a cuatro árboles filogenéticos igualmente parsimoniosos; mediante PAUP con la opción DELTRAN.	354
Figura 4. Anexo V. Se muestra los índices de Bremer, del análisis B, efectuados sobre los dos árboles más parsimoniosos obtenidos con TNT.	355
Figura 5. Anexo V. Se muestra los soportes de Bootstrap, del análisis B, efectuados sobre los dos árboles más parsimoniosos obtenidos con TNT.	356
Figura 6. Anexo V. Se muestran los soportes de Jackknife, del análisis B, efectuados sobre los tres arboles más parsimoniosos obtenidos con TNT.	357

Índice de tablas

Tabla III. 1. Abreviaturas y descripciones de las medidas del húmero, radio y ulna.	18
Tabla III. 2. Abreviaturas y descripciones de las medidas dentarias tomadas tanto en los dientes superiores como inferiores.	18
Tabla III. 3. Tabla de los índices biomecánicos del miembro anterior usados en esta tesis. Las significaciones funcionales de cada índice biomecánico empleado son tomadas de Toledo (2011), excepto RRI.	20
Tabla IV. 1. Yacimientos de Argentina, Bolivia, Chile y Perú en los que se han encontrado taxones de la familia Mesotheriidae, correlacionados con las edades mamífero, periodos y épocas en las que se establecen.	41
Tabla V. 1. Lista completa de las sinonimias propuestas en esta tesis para los distintos taxones de la subfamilia Mesotheriidae.	87
Tabla V. 2. Lista de los taxones reconocidos previamente al análisis filogenético (ver capítulo X).	88
Tabla VIII. 1. Índices biomecánicos o funcionales del miembro anterior de distintas especies de mesoterios.	156
Tabla IX. 1. Datos del tamaño cerebral, cociente neocortical (NR) y superficie del neocórtex de los mesoterios comparados.	180
Tabla X. 1. Lista completa de los taxones externos a la familia Mesotheriidae empleados en los análisis filogenéticos.	189
Tabla 1. Anexo I. Lista de fósiles de mesoterios utilizados en esta tesis.	233
Tabla 1. Anexo II. Tabla de estadística de las medidas del I1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	251
Tabla 2. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del P3 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	252
Tabla 3. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del P4 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	254

Tabla 4. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del M1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	255
Tabla 5. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del M2 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	257
Tabla 6. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del M3 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	258
Tabla 7. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del i1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	260
Tabla 8. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del i2 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	261
Tabla 9. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del p4 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	263
Tabla 10. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del m1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	264
Tabla 11. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del m2 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	266
Tabla 12. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del m3 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.	267
Tabla 1. Anexo IV. Lista de manuscritos anteriores a esta tesis, con descripciones originales o previamente figuradas del Orden Notoungulata o Litopterna.	295
Tabla 2. Anexo IV. Medidas de la cavidad endocraneana en milímetros, medidas basadas y adaptadas de Macrini (2009) y Dozo y Martínez (2015).	296
Tabla 3. Anexo IV. Cociente de encefalización (EQ): EQ1 (Jerison, 1973) o EQ2 (Eisenberg, 1981) de los taxones incluidos en la tesis, usando distintas estimaciones de masa corporal (BM) de estudios previos.	298
Tabla 4. Anexo IV. Tablas de medidas para estimar la masa corporal según el método del algoritmo 4.1 de Mendoza et al. 2006, que han sido empleadas en los mesoterios de este estudio.	304
Tabla 5. Anexo IV. Resumen de los resultados de la t de Student en los que se muestran los resultados del cociente de encefalización (EQ1 Jerison, 1973) de los artiodáctilos, y notoungulados en el Oligoceno y en el Mioceno.	305

Tabla 1. Anexo V. Lista del material de los grupos externos a la familia Mesotheriidae empleada en la filogenia.	309
Tabla 2. Anexo V. Fechas de origen y de extinción, edad mamíferos (<i>SALMA</i>), yacimientos, formaciones, y fuentes de todos los taxones empleados en el estudio filogenético	314
Tabla 3. Anexo V. Lista de caracteres morfológicos empleados en la filogenia. a ; indica los caracteres que son no aditivos.	316
Tabla 4. Anexo V. Matriz de datos empleados en la filogenia.	330
Tabla 5. Anexo V. Lista de sinapomorfias resultantes del análisis A (craneal, mandibular, dentario y poscraneal) del orden Notoungulata. Las sinapomorfias de las que se informa son las resultantes del árbol de consenso tanto del análisis de TNT (3 árboles) como de PAUP (ACCTRAN, 5 árboles).	342
Tabla 6. Anexo V. Matriz de datos empleados en el análisis B, Terminal 1 indica la sinonimia propuesta para los taxones <i>Altitypotherium paucidens</i> , <i>Altitypotherium chucalense</i> y <i>Eotypotherium chico</i>	349
Tabla 7. Anexo V. Lista de sinapomorfias resultantes del análisis B (craneal, mandibular, dentario y poscraneal) del orden Notoungulata. Las sinapomorfias de las que se informa son las resultantes del árbol de consenso tanto del análisis de TNT (2 aboles) como de PAUP (1 árboles). El orden de las sinapomorfias encontradas para cada nodo o taxón están ordenadas decrecientemente según el índice de retención (IR) de las mismas.	350

CAPÍTULO I

Introducción

ANTECEDENTES Y PRESENTACIÓN DEL ORDEN NOTOUNGULATA

El orden Notoungulata fue definido por Roth (1903) en base a una configuración única de la región temporal craneal. Los notoungulados fueron el grupo de ungulados más diversos y exitosos de las faunas nativas en América del Sur durante el Cenozoico temprano y medio (Patterson y Pascual, 1972; Reig, 1981; Cifelli 1985, 1993; Reguero y Prevosti, 2010). Los notoungulados están muy bien representados durante el Cenozoico, desde el Paleoceno (Paula Couto, 1952) hasta el inicio del Holoceno (MacFadden, 2005). La definición del orden fue realizada por Cifelli (1993), seguido por McKenna y Bell (1997), incluyendo catorce familias formalmente definidas: Archaeohyracidae, Archaeopithecidae, Hegetotheriidae, Henricosborniidae, Homalodotheriidae, Interatheriidae, Isotemnidae, Leontiniidae, Notohippidae, Mesotheriidae, Notostylopidae, Oldfieldthomasiidae y Toxodontidae.

Esta gran variabilidad está relacionada con la gran diversidad de nichos ecológicos que existieron en Sudamérica tras su aislamiento geográfico (Alberdi *et al.*, 1995; Bond *et al.*, 1995; Pascual *et al.*, 1996); y en parte está representada en la gran variación de masas corporales que podemos observar en notoungulados (Elissamburu, 2012). Dentro de Notoungulata, los subórdenes tradicionalmente considerados como monofiléticos son Toxodontia y Typotheria (Cifelli, 1993; Billet *et al.*, 2011). Dentro de Typotheria, se considera que las familias Archaeohyracidae, Hegetotheriidae y Mesotheriidae representan una unidad monofilética (Cifelli, 1993). Estas tres familias son conocidas como los notoungulados rodentiformes o *rodent-like notoungulates* (Reguero y Prevosti, 2010). Esta configuración rodentiforme es mucho más marcada en el caso de la familia Mesotheriidae y aún más en el caso de la subfamilia Mesotheriinae. Las convergencias morfológicas evolutivas compartidas con roedores sudamericanos como Chinchilloidea y Caviioidea se resumen en: (i) dientes con corona alta, (ii) diastemas superiores e inferiores bien marcados y (iii) fuerte diprotodontia. Estas características compartidas se consideran como una respuesta adaptativa común ante las condiciones climáticas y ecológicas que ocurrieron en la parte sur de Sudamérica desde el Eoceno (por ejemplo: incremento de la aridez, enfriamiento y vulcanismo; Kohn *et al.*, 2015; Gomes Rodrigues *et al.*, 2017a).

El 20 y el 24 de abril de 1863, Hugh Falconer (1808-1865), un geólogo, botánico, paleontólogo y paleoantropólogo escocés, notificó vía carta a Charles Darwin su viaje a París, Francia. En esta carta le informaba del envío del holotipo de *Mesotherium cristatum* por Bravard a París vía Brasil, le anunciaba las características únicas del ejemplar, mezcla de varios caracteres de animales actuales, que llevaron a Bravard a denominarlo como *Typotherium* porque correspondería a la especie tipo de la que todos los mamíferos divergen. Además, indicó en la carta que esta misma especie fue denominada por el paleontólogo de la Universidad de Montpellier, Marcel de Serres, como *Mesotherium cristatum* (www.darwingproject.ac.uk).

La familia Mesotheriidae fue definida por Alston (1876), en base a los restos del único taxón de mesoterio conocido hasta la fecha *Mesotherium cristatum* (Serres, 1857, 1867). Este autor indica las similitudes morfológicas craneomandibulares de estos restos con los de lepóridos o roedores actuales y del esqueleto apendicular con la familia Castoridae. En primer lugar incluyó a los mesoterios dentro del orden Glires y además propuso un nuevo suborden (Glires Hebetidentati) dentro del cual se incorpora la familia Mesotheriidae. El nombre de este suborden quedó en desuso. Actualmente, se considera que la familia Mesotheriidae, que tiene una historia evolutiva de unos 32 Ma (Oligoceno inferior- Pleistoceno medio), se compone de las subfamilias Trachytheriinae Ameghino, F. 1894 y Mesotheriinae Serres, 1857.

La subfamilia Trachytheriinae está relegada temporalmente al Oligoceno y a la edad mamífero Deseadense. Esta subfamilia está conformada por el género *Trachytherus* del cual se han encontrado restos en estratos de Argentina, Bolivia y Perú (Ameghino, F. 1889; Billet *et al.*, 2008; Cerdeño *et al.* 2014; Shockey *et al.*, 2016). Los restos más antiguos de la subfamilia Mesotheriinae se conocen desde el Mioceno inferior, edad mamífero Colhuehuapense (Paz *et al.*, 2011), hasta el Pleistoceno medio, edad mamífero Ensenadense. El mesoterino *Mesotherium cristatum* es un fósil guía del Ensenadense en lo que se conoce como la biozona *M. cristatum* (ver Verzi *et al.*, 2004; Soibelzon, 2008; Soibelzon *et al.*, 2008a, 2008b, 2009b, 2010). Esta subfamilia está representada por una gran variedad de taxones y además, de una gran dispersión biogeográfica (por ejemplo: Altiplano boliviano y chileno y amplias zonas de Argentina; ver capítulo IV. Marco geológico geográfico).

Durante el Mioceno medio, se observa un aumento de la diversidad en los mesoterios, principalmente en Argentina (Roth, 1901; Cabrera y Kraglievich, 1931) y en Bolivia (Villarreal, 1974b, 1978). Las primeras campañas de excavación y prospección en Bolivia se realizaron en los años 1950-60 por los investigadores R. Hoffstetter, C. Martínez, P. Tomasi y L. Branisa (Hoffstetter *et al.*, 1968; Hoffstetter, 1972). Estos trabajos de campo llevaron a numerosos descubrimientos de yacimientos de vertebrados neógenos (Mioceno-Plioceno) como Achiri, Ayo-Ayo, Cerdas, Choquecota, Pomata Ayte o Quebrada Honda (ver Hoffstetter, 1977). Villarreal (1972, 1974a, 1974b, 1978) describió por primera vez los mesoterios bolivianos y los comparó con las únicas formas conocidas de mesoterios provenientes de Argentina. Saint-André (1994) recolectó abundante nuevo material y completó algunas descripciones realizadas anteriormente. Anaya *et al.* (1989) y Oiso (1991) describieron nuevos restos de mesoterinos e informaron de la existencia de nuevas localidades. Todos estos nuevos materiales fueron recolectados por instituciones bolivianas (GEOBIOL de La Paz, Bolivia) y extranjeras como el *Florida Museum of Natural History* (FLMNH, Gainesville, Estados Unidos) o el Instituto Francés de Estudios Andinos (IFEA, La Paz, Bolivia). Además, nuestro equipo ha realizado varias campañas de campo, en los años 2010, 2012 y 2015, en los yacimientos de Achiri, Pomata Ayte y Choquecota. Estas campañas de campo han sido realizadas bajo la dirección de B. Mamani Quispe (MNHN-Bol de La Paz, Bolivia), F. Pujos (IANIGLA, CCT-CONICET-Mendoza, Argentina) y P-O. Antoine (ISE-M de Montpellier,

Francia). Los objetivos fueron recolectar y completar la muestra paleontológica de la colección del Museo de Historia Natural de La Paz, Bolivia y en especial de los mesoterios que constituyen el objetivo principal de esta tesis. La totalidad del material paleontológico recolectado durante estas campañas fue preparado, catalogado y está depositado en el MNHN Bol de Bolivia y en el FLMNH de Estados Unidos. Posteriormente se realizó una revisión de los mesoterios bolivianos de Cerdas (Townsend y Croft, 2010), así como una nueva descripción de un mesoterio de Casira (Cerdeño *et al.*, 2012). Los mesoterios constituyen el grupo faunístico más abundante en los yacimientos del Mioceno superior boliviano (Achiri, Pomata Ayte). Esta presencia mayoritaria decae fuertemente hasta estar ausente en yacimientos pliocenos y pleistocenos de Bolivia (Marshall *et al.*, 1983). La presencia de mesoterios en yacimientos pliocenos y pleistocenos es exclusiva de yacimientos argentinos, con una amplia distribución geográfica.

En cuanto a la anatomía funcional de los mesoterios, las hipótesis han sido muy dispares: animales acuáticos (Serres, 1867), cursoriales y semiacuáticos (Bond *et al.*, 1995). Loomis (1914) consideró a los tipoterios, incluyendo al género *Trachytherus*, como animales corredores y saltadores. Sydow (1988) observa cierto grado de similitud con animales fosoriales. Finalmente, son considerados como animales terrestres cuyo rol biológico a la hora de la búsqueda de alimento es la actividad excavadora. Los últimos estudios apuntan a esta capacidad locomotora como la más concluyente (Shockey *et al.*, 2007; Fernández-Monescillo *et al.*, 2017). En cuanto a la alimentación de los mesoterios los estudios indican algunas diferencias. Loomis (1914) estableció el género *Trachytherus* como comedor de cortezas y ramas. Billet *et al.* (2009) notaron ciertas similitudes con animales pastadores y que, por lo tanto, ingerirían grandes cantidades de sílice exógeno. Si bien las habilidades locomotoras de los mesoterios informan de capacidades excavadoras, es probable que la estrategia de alimentación de al menos los traquiterinos, no sea exclusivamente basada en el consumo de gramíneas, tal y como sí sucede en animales pastadores (Billet *et al.*, 2009).

CAPÍTULO II

Objetivos generales y específicos e hipótesis de trabajo

A. OBJETIVOS GENERALES

El interés del estudio de los notoungulados y especialmente de los mesotéridos radica en: (i) ser un grupo característico de Sudamérica; (ii) presentar una amplia área de distribución geográfica; (iii) mantener un amplio rango temporal de supervivencia del grupo (Oligoceno-Pleistoceno, *ca.* 32 Ma); y finalmente (iv) tener un excelente registro fósil alojado en numerosas instituciones públicas (ver capítulo III. Materiales y métodos). A pesar de que los notoungulados y los litopternas son órdenes extintos, los últimos estudios identifican a los perisodáctilos actuales como el grupo filogenético más cercano a ambos clados —Notoungulata-Litopterna (Buckley, 2015; Welker *et al.*, 2015) —. Todos estos motivos hacen que esta familia sea un excelente grupo de estudio desde los puntos de vista paleogeográfico, paleobiológico y filogenético.

El taxón boliviano *Plesiotypotherium achirensense* ha sido empleado como taxón patrón en las comparaciones con otros taxones de la familia Mesotheriidae, por ser la especie de mesoterio con la muestra de esqueleto poscraneal más amplia (Capítulo VII, Anexo II).

B. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a. Comparar la disposición temporal de los yacimientos de Argentina, Bolivia, Chile y Perú. Además, se incorpora de forma novedosa los datos geológicos y temporales de los yacimientos de Achiri y Pomata Ayte, en base a la revisión bibliográfica previa, estudios *in situ*, y mediante dataciones absolutas de las tobas volcánicas.
- b. Revisar y completar las descripciones taxonómicas de los distintos taxones que forman parte de la familia Mesotheriidae. Esto se realizará mediante la revisión de colecciones en instituciones públicas en distintos países (Argentina, Bolivia, Chile, España), en las que hay alojados ejemplares tipo, y mediante la revisión de la bibliografía existente. Para lograr tal objetivo es necesario:
 - i. Realizar estudios de la variación craneomandibular, dentaria y del esqueleto poscraneal de los diferentes taxones de la familia Mesotheriidae, que tendrán como fin establecer las sinonimias de los mesoterios descritos hasta la fecha o reconocer nuevos taxones.
 - ii. Caracterizar morfológicamente las distintas especies con el fin de establecer una filogenia, en la que se incorporan forma novedosa caracteres del esqueleto poscraneal, así como la incorporación de nuevos caracteres craneales, mandibulares y dentarios.
- c. Caracterizar morfofuncionalmente el miembro anterior de los representantes de la familia Mesotheriidae (Oligoceno-Pleistoceno), desarrollar hipótesis sobre el hábito locomotor y su evolución en los representantes de la familia Mesotheriidae. Para la caracterización morfofuncional se seguirán los siguientes pasos:

- i. Estudio osteológico detallado de las estructuras óseas de los distintos huesos del miembro anterior así como de los huesos de la cintura escapular.
 - ii. Localización de las facetas de inserción muscular e identificación de las áreas de origen e inserción muscular.
 - iii. Reconstrucción miológica mediante la comparación con mamíferos cuyos huesos presentan similitudes osteológicas y de los cuales se conocen las capacidades locomotoras.
 - iv. Reconstrucción de las líneas de acción musculares con el fin de inferir e los movimientos principales.
 - v. Análisis y comparación de los distintos índices biomecánicos o funcionales del miembro anterior.
- d. Estudiar la cavidad endocraneana de distintos taxones de las subfamilias Trachytheriinae y Mesotheriinae, mediante el uso de tomografía axial computarizada (*CT scan*) desde los puntos de vista siguientes:
- i. Analizar el coeficiente de encefalización ($EQ = \text{encephalization quotient}$) de distintos taxones de varias familias del orden Notoungulata, por ejemplo, Interatheriidae, Mesotheriidae, Notohippidae, Toxodontidae, a lo largo del tiempo (Oligoceno-Pleistoceno). Comparar con representantes de otros órdenes como por ejemplo Artiodactyla en esos mismos periodos de tiempo e indicar las posibles causas que identifican esas diferencias, presión depredadora diferencial (Jerison, 1973), o distintos tipos de locomoción (Pilleri *et al.*, 1984).
 - ii. Analizar cómo ha evolucionado el EQ en el tiempo (Oligoceno-Pleistoceno) en distintos taxones de la familia Mesotheriidae, mediante:
 - a) El coeficiente del lóbulo piriforme ($PR = \text{piriform ratio}$; Fernández-Monescillo *et al.*, 2017) que está íntimamente relacionado con la capacidad olfativa.
 - b) El coeficiente neocortical ($NR = \text{neocortical ratio}$, Jerison, 2012).
- e. Realizar un estudio filogenético de la familia Mesotheriidae, ampliando y modificando caracteres y estados de carácter craneales, mandibulares y dentarios usados hasta la fecha (Cerdeño y Montalvo, 2001; Croft *et al.*, 2004; Flynn *et al.*, 2005; Reguero y Prevosti, 2010; Townsend y Croft, 2010; Cerdeño *et al.*, 2012). Además, se realiza la incorporación de nuevos caracteres craneomandibulares y dentarios y por primera vez, se incorporan caracteres poscraneales para los taxones de la familia Mesotheriidae. Se incorporan taxones externos que son representantes otras familias del orden Notoungulata y que corresponden al concepto de grupo de conexión (*groupe de branchement*; Antoine, 2002; Orlia *et al.*, 2010). Estos taxones serán elegidos en base a su

estado de preservación, a la posición filogenética lo más basal posible dentro de las distintas familias y en consideración al análisis detallado a nivel del orden Notoungulata realizado por Billet (2011). Este apartado filogenético tiene como objetivo único aclarar las posiciones filogenéticas de los taxones de estudio, así como sugerir posibles sinonimias entre los taxones.

f. Interpretar las características paleobiológicas de la familia Mesotheriidae a lo largo de su evolución y analizar su contexto faunístico con las faunas coetáneas.

C. HIPÓTESIS

a. Los diferentes géneros de mesoterios son monofiléticos y existe una sobreestimación del número de especies de la familia Mesotheriidae, especialmente en yacimientos pliocenos.

b. El esqueleto apendicular de los mesoterios indica que los miembros de la familia Mesotheriidae tienen una locomoción terrestre y además se infiere un mayoritario uso del sustrato excavador de tipo *scratch-digger* (Sydow, 1988; Shockey *et al.*, 2007, Fernández-Monescillo *et al.*, 2018). El esqueleto apendicular es altamente conservativo en los mesoterios (Shockey, 2007; Shockey y Anaya, 2008).

c. Las convergencias morfológicas de algunos tipoterios (y especialmente la de los mesoterios) que comparten con los roedores sudamericanos como Caviioidea y Chinchilloidea podrían ser una respuesta común ante las condiciones climática y ecológicas drásticas que ocurrieron desde el Eoceno, como el incremento de la aridez y episodios de enfriamiento o de vulcanismo (Khon *et al.*, 2015; Gomes Rodrigues *et al.*, 2017a.)

d. La cavidad craneana de los notoungulados aumenta de tamaño a medida que pasa el tiempo durante el Cenozoico (Radinsky, 1981); asimismo, la cavidad craneana de los notoungulados tipoterios rodentiformes se asemeja a la de los roedores (Radinsky, 1981). Las diferencias del coeficiente de encefalización de los notoungulados pueden ser debidas a distintos tipos de locomoción (Pilleri, 1981) o distintos niveles de presión depredadora (Jerison, 1973).

CAPÍTULO III

Materiales y métodos

A. MATERIAL

El material fósil de estudio de esta tesis se compone fundamentalmente de material craneal, mandibular, dentario y poscraneal de los representantes de la familia Mesotheriidae, procedente de distintos países (Argentina, Bolivia, Chile y Perú).

El material principal empleado en las descripciones proviene del yacimiento de Achiri, y más concretamente de la especie mejor conocida *Plesiotypotherium achirensense*, cuyos restos se encuentran fundamentalmente en el Museo Nacional de Historia Natural de Bolivia (**MNHN Bol** de La Paz, Bolivia) y el *Muséum national d'Histoire naturelle* (**MNHN** de París, Francia).

Con el fin de realizar una revisión exhaustiva de toda la familia Mesotheriidae se ha procedido a analizar la mayor muestra fósil posible existente, tanto del punto de vista taxonómico y temporal. Los restos fósiles analizados proceden de las siguientes instituciones: i) Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina (**FCNyM- UNLP**; fósiles identificados con la sigla **MLP**); ii) Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina (**MACN A**, Colección Ameghino; **MACN PV**, Colección Nacional de Paleovertebrados); iii) *Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, Francia (**MNHN**; **ACH** son los fósiles procedentes del yacimiento de Achiri; **PAM** identifica a los fósiles provenientes de la Pampa o de Argentina en general; **SAL** identifica fósiles procedentes del yacimiento de Salla, Bolivia); y finalmente (iv) Museo de Ciencias Naturales de Valencia, Valencia, España (Colección Emilio Botet; fósiles identificados con **CB-B** o **MPCB**). Además de estas instituciones, los restos procedentes de yacimientos argentinos se encuentran en: (i) *American Museum of Natural History*, New York, Estados Unidos (**AMNH**); (ii) *Florida Museum of Natural History*, Gainesville, Estados Unidos (**FLMNH**; los fósiles se identifican con las siglas **UF**); (iii) Repositorio Científico y didáctico de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Patagonia San Juan Bosco, Comodoro Rivadavia, Argentina (**UNSPJB**). Los materiales tipo y de comparación de los taxones chilenos se encuentran en: Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, Santiago de Chile, Chile (**SGO PV**, colección paleontológica; Croft *et al.*, 2004; Flynn *et al.*, 2005). El traquiterino peruano *Trachytherus ramirezi*, se encuentra alojado en el Museo de Historia Natural-Universidad Mayor de San Marcos, Lima, Perú (**MUSM**; Shockey *et al.*, 2016). El material de comparación empleado de animales actuales se ha estudiado en las colecciones de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina (**MACN.Mas**) y del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Centro Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, España (**MNCN-CSIC**).

La descripción el análisis morfológico y anatómico de estos fósiles, así como la realización de campañas de campo en los yacimientos de Achiri y Pomata Ayte, resultaron fundamentales para tratar la sistemática y la paleobiología de los mesoterios dentro del contexto geológico y paleontológico boliviano. Los fósiles de procedencia boliviana fueron colectados en históricas

misiones de campo realizadas por varias instituciones nacionales y extranjeras como el *Florida Museum of Natural History* (**FLMNH**, Gainesville, Estados Unidos), el Servicio Geológico de Bolivia (**GEOBIOL**, La Paz, Bolivia) y el Instituto Francés de Estudios Andinos (**IFEA**, La Paz, Bolivia). Durante la última década, algunos de los componentes del equipo de investigación hemos realizado una serie de campañas de campo (2010, 2012 y 2015) bajo la dirección de B. Mamani Quispe (MNHN-Bol de La Paz, Bolivia), F. Pujos (**IANIGLA**, **CCT-CONICET**-Mendoza) y P-O. Antoine (ISE-M, Universidad de Montpellier, Francia), en las que se encontró gran cantidad de material fósil.

La adscripción sistemática de los restos de los distintos taxones de la familia Mesotheriidae, así como la descripción de los fósiles, los yacimientos de los cuales proceden y la bibliografía, se encuentra recogida en el anexo I. Para el análisis filogenético a nivel de orden Notoungulata se codificó material fósil de grupos externos a la familia Mesotheriidae y que está recogido en la Tabla 2. Anexo V.

B. MÉTODOS

a. *Revisión sistemática*

La revisión de los fósiles ha sido efectuada *in situ* en las colecciones de las instituciones donde están conservados los especímenes tipos, como por ejemplo MACN PV, MACN A, MNHN Bol V, FCNyM-UNLP, SGO PV y Museo de Ciencias Naturales de Valencia (Colección Emilio Botet). Además, se realizaron toma de medidas de los ejemplares tipo u otros materiales de mesoterinos, con el fin de analizar las descripciones originales de las especies que forman parte de la familia Mesotheriidae. Gran parte del material bibliográfico antiguo ha sido consultado en las bibliotecas del FCNyM-UNLP, y MACN.

b. *Descripciones y medidas lineales dentarias y del esqueleto craneal y poscraneal*

En las descripciones dentarias se usó la terminología empleada por Billet (2011) y Shockey *et al.* (2012). Las medidas de los dientes, longitud mesiodistal (MDL) y anchura bucolingual (BLW), se han analizado de forma independiente para cada taxón y para cada pieza dentarias. Estas han sido expuestas de tres formas distintas: (i) análisis estadístico en que se incluyen el número de muestra para cada taxón (N), media, desviación estándar (σ) y error estándar; (ii) mediante un diagrama de cajas (*Box-plot*) de cada medida; y finalmente (iii), mediante un gráfico de dispersión (*Scatter plot*). Estos análisis estadísticos se han realizado con *PAST* versión 3.11 (Hammer *et al.*, 2001).

La terminología osteológica craneomandibular y poscraneal empleada sigue fundamentalmente la terminología de la *Nomina Anatomica Veterinaria* (Waibl *et al.*, 2005) y se han empleado los atlas anatómicos de Barone (2010), De Iuliis y Pulerà (2010), Schaller (2007) y Turnbull (1970).

Las medidas lineales osteológicas que se describen en este apartado han sido exclusivamente empleadas para estimar los índices biomecánicos o funcionales del miembro anterior (húmero, ulna y radio; ver capítulo VIII) de las distintas especies de mesoterios. Además de las medidas dentarias se usó: (i) anchura bucolingual; (ii) longitud mesiodistal; y finalmente (iii) imbricación dentaria de las distintas especies de mesoterios (ver Villarroel *et al.*, 1974a).

i. Miembro anterior o torácico

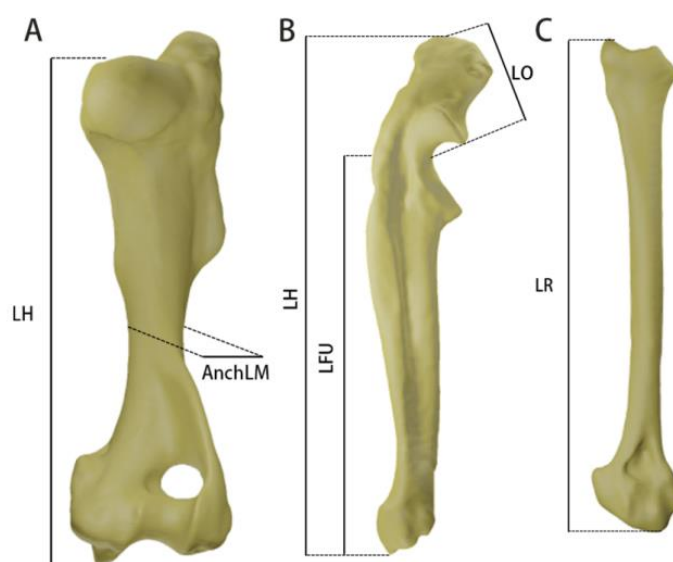


Figura III.1. Medidas de los huesos del miembro anterior. **A-C.** Húmero derecho en vista caudal, proximal y distal respectivamente; **D-F,** radio derecho en vistas craneal, proximal y distal respectivamente; **G.** Ulna derecha en vista lateral; **H-I.** Metacarpo II derecho en vistas craneal y lateral respectivamente.

ABREVIATURAS DE LAS MEDIDAS DEL HÚMERO. Vista caudal.	DESCRIPCIONES DE LAS MEDIDAS DEL HÚMERO
LH	Longitud humeral desde el borde distal del labio de la tróclea, hasta el borde proximal del tubérculo mayor (<i>tuberculum majus</i>).
AnchLM	Anchura lateromedial en la parte media de la diáfisis.
ABREVIATURAS DE LAS MEDIDAS DEL RADIO. Vista craneal.	DESCRIPCIONES DE LAS MEDIDAS DEL RADIO
LR	Longitud del radio desde la cavidad glenoidea radial (<i>fovea capitis radii</i>) hasta el borde distal del proceso estiloides (<i>processus styloideus radii</i>).
ABREVIATURAS DE LAS MEDIDAS DE LA ULNA Vista lateral	DESCRIPCIONES DE LAS MEDIDAS DE LA ULNA
LU	Longitud total de la ulna desde el extremo proximal del olecranon (<i>tuber olecrani</i>) hasta el borde distal del proceso estiloides ulnar (<i>processus styloideus</i>).
LFU	Longitud funcional de la ulna entre el punto medio de la tróclea hasta su borde distal.

Tabla III. 1. Abreviaturas y descripciones de las medidas del húmero, radio y ulna.

ii. *Dientes*

ABREVIATURAS DE LA MEDIDAS DENTARIAS Vista oclusal	DESCRIPCIONES DE LA MEDIDAS DENTARIAS
MLD	Longitud mesiodistal máxima.
BLW	Anchura bucolingual máxima.

Tabla III. 2. Abreviaturas y descripciones de las medidas dentarias tomadas tanto en los dientes superiores como inferiores.

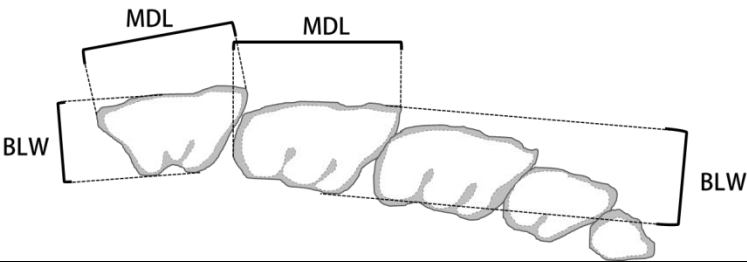


Figura III. 2. Medidas dentarias superiores en vista oclusal. Sin escala.

c. *Anatomía morfofuncional y reconstrucción miológica*

Para la reconstrucción miológica craneomandibular y poscraneal del miembro anterior se han usado fundamentalmente los atlas anatómicos indicados anteriormente. La comparación entre distintos taxones de la familia Mesotheriidae se ha realizado exclusivamente en los huesos del miembro anterior por ser bien conocidos en diversos taxones de la familia, mientras que los huesos del miembro posterior son pobremente reconocidos y están mal representados.

Las comparaciones osteológicas del miembro anterior y de la cintura escapular se realizaron con restos óseos de animales actuales, incluyendo una amplia diversidad de taxones de distintas familias de mamíferos. Este material de comparación proviene de las instituciones MACN.Mas, y MNCN-CSIC, y la lista empleada de especies es la que sigue: *Arctictis binturong* (MACN.Mas 43.67), *Capra pyrenaica hispanica* (MNCN 18071), *Cuniculus paca* (MACN.Mas 22.5), *Didelphis albiventris* (MACN.Mas 24192), *Didelphis marsupialis* (MNCN 18911), *Hippopotamus amphibius* (MNCN 21728), *Hydrochoerus hydrochaeris* (MACN.Mas 43.43), *Hystrix cristata* (MACN.Mas 5.51), *Lutra lutra* (MNCN 16266, 21519), *Nasua nasua* (MACN.Mas 5.12, MACN 21728), *Procyon* sp. (MNCN 21765, 21763), *Puma concolor* (MACN.Mas 24927), *Sus scrofa boeticus* (MNCN 18580), *Sus scrofa castilianus* (MNCN 18563) y *Vombatus ursinus* (MACN.Mas 4249). Finalmente, se comparó con estudios morfofuncionales de animales actuales o fósiles como: Ailuridae (Salesa *et al.*, 2008), *Dasybus* sp. (Olson *et al.*, 2015), didelfimorfos (Argot, 2001), mustélidos (Ercoli *et al.*, 2014), roedores (Candela y Picasso, 2008), *Tamandua* sp. (Taylor, 1978), úrsidos (Davis, 1949).

Las imágenes digitales del miembro anterior fueron escaneadas en la clínica MEDICENTRO de La Paz, Bolivia. Posteriormente, se reconstruyeron digitalmente las estructuras en 3D mediante el programa AVIZO 10.0 (FEI *Visualization Science Group*), y fueron guardadas en formato STL (*Standard Triangle Language*). El programa *3D Studio Max* permitió posicionar esas estructuras en un espacio tridimensional digital, y posteriormente crear las imágenes 2D en posición anatómica del miembro anterior. Finalmente, las localizaciones de las zonas de origen y de inserción de los distintos músculos (que fueron previamente identificados *in situ* en los fósiles) fueron dibujadas mediante el programa *Adobe Photoshop* (versión 13.0).

Finalmente se estimaron una serie de índices biomecánicos o funcionales de los distintos huesos del miembro anterior, con el fin de reconocer las capacidades funcionales desde un punto de vista cuantitativo (tabla III.1).

Nombre	Abreviatura	Fórmula	Fuente	Significación funcional
Índice braquial (radio)	BI(r)	$BI=RL/HL*100$	Sargis, 2002a	Optimización de la velocidad relativa de extensión del antebrazo sobre la fuerza.
Índice de robustez del húmero	HRI	$HRI=HLM/HL*100$	Elissamburu y Vizcaíno, 2004	Resistencia mecánica de la diáfisis humeral.
Índice fosorial	IFA	$IFA=LO/LFU*100$	Hildebrand, 1985	Ventaja mecánica de para la extensión del antebrazo.
Índice de robustez de la ulna	URI	$URI=DMU/LFU*100$	Elissamburu y Vizcaíno, 2004	Resistencia mecánica de la diáfisis ulnar.
Índice del epicóndilo	EI	$EI=AEDH/HL*100$	Hildebrand, 1985	Ventaja mecánica de la musculatura flexora carpal y digital.
Índice braquial (ulnar)	BI(u)	$Bi(u)=UL/HL*100$	Croft y Anderson, 2008	Optimización de la velocidad relativa de extensión del antebrazo sobre la fuerza.
Índice de robustez del radio	RRI	$RRI=RMW/RL*100$	Fernández-Monescillo <i>et al.</i> , 2017a	Resistencia mecánica de la diáfisis radial.

Tabla III. 3. Tabla de los índices biomecánicos del miembro anterior usados en esta tesis. Las significaciones funcionales de cada índice biomecánico empleado son tomadas de Toledo (2011), excepto RRI.

d. Descripciones endocraneales y análisis y cuantitativo

i. Los escaneos de los cráneos fueron realizados además de en la clínica anteriormente indicada (MEDICENTRO) en la Fundación Escuela Medicina Nuclear (FUESMEN), Mendoza, Argentina, gracias a la inestimable colaboración de S. Mosconi, y en la Fundación Diagnóstico Nuclear (FCDN), Buenos Aires, Argentina.

ii. Para una adecuada descripción endocraneal cerebral, primeramente se realizó la reconstrucción digital de la cavidad endocraneal con el programa AVIZO 10.0. Este proceso de segmentación fue realizado manualmente capa por capa y finalmente un valor de 3,5-4 para el modo de alisamiento del programa *unconstrained smoothing* de la superficie. Las tomografías de los cráneos de mesoterios empleados en este estudio tienen distintas resoluciones y configuraciones.

I. Los escaneos de los cráneos de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F. ACH 26, holotipo) y de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo) fueron realizados mediante un escáner tomográfico de alta resolución —el AST-RX (*Accès Scientifique à la Tomographie à Rayons X*)— en el MNHN de París, Francia; y gentilmente cedidos para el estudio por G. Billet. Estos dos escaneos tienen en origen una gran resolución por lo que se procedió a reducir las capas resultantes mediante el programa FIJI (Schinderlin *et al.*, 2012) y mediante la secuencia de comandos (*script*) *average_reducing* de la página www.morphomuseum.com. Tras este proceso, la cantidad de capas de la cavidad endocraneana de estos cráneos es aproximadamente de 450 (resolución de longitud 67843 pixeles de longitud, 49480 pixeles de anchura, con un tamaño de

voxel de 73,7 μm). Los cráneos de *Pl. achirens* (MNHN Bol V 8507, 12664) y *Trachytherus alloxus* (MNHN Bol V 6355, holotipo), fueron escaneados en la clínica MEDICENTRO de La Paz, Bolivia; usando un escáner clínico *Phillips* MX 8000 (ca. 200 capas a 140 kv y 300 mA; 0,26 mm tamaño de pixel y 0,75 mm de espacio entre capas). El cráneo de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 2925) fue escaneado en el FUESMEN de Mendoza, Argentina; mediante un escáner clínico General Electric Lightspeed 16 (140 kV y 200 mA). Finalmente, los cráneos de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV1111) y *Eutypotherium lehmannitschei* (= *Eu. superans*, MACN A 11079, holotipo) fueron escaneados en FCDN de Buenos Aires, Argentina; empleando un escáner clínico *General Electric Lightspeed* (140kv y 200mA). El molde interno natural de la cavidad endocraneana de *Trachytherus spegazzinianus* (USPSJB PV-112), asociado a elementos craneales, se modeló digitalmente en 3D y se escaló mediante fotogrametría con el programa *Photo Scan* (*Agisoft* LLC 2010, www.agisoft.com).

iii. La terminología empleada en las descripciones endocraneanas se basa en Dozo y Martínez (2015) que a su vez está basada en los trabajos pioneros de Gervais (1872), Loomis (1914), Simpson (1932, 1933a, 1933b), Patterson (1937), Brauer y Schober (1970), Radinsky (1978, 1981), Dozo (1997) y Macrini (2009). Con fines comparativos se ha indicado también la terminología empleada en la descripción de cerebros de roedores (Campos y Welker, 1976), la cual difiere de la empleada en ungulados. En primer lugar, se realiza una descripción de las cavidades craneanas de los distintos mesoterios y se compara con cavidades craneanas de otros notoungulados basadas en trabajos previos (tabla 1, anexo IV). Las descripciones y comparaciones se dividen en las distintas partes de la cavidad endocraneal (rinencéfalo, neopalio, mesencéfalo, cerebelo, nervios y senos venosos o arteriales).

iv. Se comparan cualitativamente y cuantitativamente cavidades endocraneales de distintos miembros del orden Notoungulata entre sí (tabla 1, anexo IV). Se usa la medida de la flexión cerebral (Macrini, 2007), las medidas lineales (Macrini, 2009) y además se incluyen de forma novedosa algunas medidas, anchura [OPW] y altura [OPH] del pedúnculo olfatorio; así como algunos índices (OPW*OPH; tabla 2, anexo IV) (Fernández-Monescillo *et al.*, 2017a). Estas medidas lineales han sido estimadas con el programa Netfabb (*basic versión*, Autodesk 2016).

v. Se realizan estimaciones de la superficie total endocraneana de distintos taxones del orden Notoungulata incluyendo mesoterios, con el fin de estimar el coeficiente de encefalización de las distintas familias de notoungulados. Estas estimaciones se basan en volúmenes endocraneales proporcionados para notoungulados en trabajos anteriores (Radinsky, 1981; Dozo, 1997; Dozo y Martínez, 2015) y de otros grupos como macrauquénidos (Forasiepi *et al.*, 2016). Para conocer el coeficiente de encefalización, además de conocer el volumen de la cavidad endocraneana, se necesita realizar estimaciones de masa corporal de todos y cada uno de los taxones incluidos en las comparaciones (ver tabla 1, anexo IV). Estas estimaciones se han realizado

mediante una exhaustiva revisión de las estimaciones de masa corporal en trabajos anteriores (ver tabla 3, anexo IV). Los tres métodos empleados son: (i) estimación de la media para cada taxón según distintos métodos encontrados en la bibliografía, los valores sobre o subestimados se desestiman si son muy alejados de la media total de masa corporal para ese taxón (ver tabla 1, anexo IV); (ii) en el caso de los mesoterios, se ha empleado para cada individuo el algoritmo 4.1 de Mendoza *et al.* (2006) y eliminando también las estimaciones muy altas o muy bajas respecto a la media y (iii) estimación de las masas corporales sin desestimar ningún valor por muy grande o pequeño que sea. Para estimar el coeficiente de encefalización, se han usado los dos siguientes métodos: EQ1 ($EQ1 = EV/0,12 (BM)^{0,67}$; Jerison, 1973) y EQ2 ($EQ2 = EV/0,0055 (BM)^{0,74}$; Eisenberg, 1981).

vi. En el caso de los mesoterios estudiados, se estima el volumen total de la cavidad craneana sin los lóbulos olfatorios (Jerison, 2012); además se calculan las superficies del neocórtex y del lóbulo piriforme (Fernández-Monescillo *et al.*, 2007a) (fig. 3, anexo IV). Estos volúmenes y superficies fueron estimados mediante el programa ISE-Mesh-Tools (*version* 1.31.3; Lebrun, 2014; Lebrun y Orliac, 2016).

vii. Los coeficientes de encefalización de las distintas familias de notoungulados se compararon con otros animales extintos como por ejemplo Artiodactyla holárticos del Oligoceno y el Mioceno (Orliac y Gilissen, 2012) y se comprueba si las diferencias entre estos taxones y los notoungulados son significativas. Estos datos cualitativos fueron analizados usando el paquete estadístico IBM SPSS *Statistic* 19.0 (IBM Corp. 2010). Para una adecuada comparación estadística se empleó el test paramétrico *t de Student* manteniendo los requerimientos estadísticos del análisis, que son los siguientes: (i) una distribución normal de los datos; (ii) homocedasticidad (comprobada mediante la prueba de Levene); e (iii) independencia de los datos (de la varianza y de la media muestral) que es asumida como tal. Los resultados estadísticos, en las comparaciones de medias, se aceptan bajo un nivel de significación del 95 % (tabla 5, anexo IV).

viii. Se busca una explicación paleoecológica que pueda explicar las diferencias encontradas entre los EQ de las distintas especies de notoungulados entre sí como por ejemplo tipos de locomoción (Pilleri *et al.*, 1984) o distintos grados de presiones depredadoras (Jerison, 1973).

e. Análisis filogenético

El estudio filogenético se ha realizado en base a caracteres morfológicos del cráneo, de la mandíbula, de los dientes y de los huesos del esqueleto apendicular de los distintos taxones que constituyen el orden Notoungulata, con especial énfasis en los miembros de la familia Mesotheriidae. La base de datos filogenéticos creada incluye 295 caracteres (72 caracteres craneales,

17 mandibulares, 96 dentición superior, 45 dentición inferior, 64 del esqueleto poscranial) y 30 taxones (10 son grupos externos y 20 son mesoterios, algunos de ellos aún no descritos).

La selección de los taxones externos a la familia Mesotheriidae se realizó siguiendo las recomendaciones relacionadas con el grupo de conexión (*groupe de branchement*; Antoine, 2002; Orliac *et al.*, 2010): (i) usar preferencialmente los taxones tipo de cada familia; (ii) emplear los taxones más basales de las familias consideradas; (iii) emplear los taxones representados por esqueletos lo más completos y bien conservados posibles. La elección de los taxones se ha tomado preferiblemente sobre el tercer requisito del grupo de conexión. Atendiendo a esto se ha codificado el esqueleto poscranial de muchos de ellos como, por ejemplo: *Archeohyrax suniense* (Archaeohyracidae), o *Hemibegetotherium trilobus* (Hegetotheriidae), o *Federicoanaya sallaensis* (Interatheriidae), *Eurygenium pacegnum* (Notohippidae). La lista de fósiles empleada para los grupos externos se encuentra recogida en el anexo V.

La mayoría de los taxones incluidos en el análisis filogenético y pertenecientes a la familia Mesotheriidae han sido estudiados directamente sobre los fósiles; mientras que se analizaron las descripciones originales en los casos en los que los materiales estén perdidos como *Plesiotypotherium* sp. proveniente de Nazareno, Bolivia (Oiso, 1991). En el caso de '*Typotheriopsis*' *internum* procedente de Catamarca, ha sido incluido gracias a las fotos tomadas cordialmente por A. Boscaini en el *Field Museum de Chicago* (EEUU), y otros restos pertenecientes a la colección Cabrera en la FCNyM, UNLP. Los taxones de los grupos externos de conexión incluidos en el análisis filogenético se encuentran depositados mayormente en el MNHN Bol, La Paz, Bolivia, como por ejemplo *Eurygenium pacegnum*, *Hemibegetotherium trilobus*, *Archeohyrax suniense* (también en el MNHN, París, Francia) y *Federicoanaya sallaensis*. Para la inclusión de estos taxones en la filogenia, se analizaron y consideraron las descripciones originales realizadas por Shockey (1997), Croft y Anaya (2006), Billet *et al.* (2009) y Hitz *et al.* (2012). Para los otros grupos externos incluidos, se usó principalmente las descripciones de Flower (1872), Sinclair (1909), Riggs y Patterson (1935), Simpson (1948 y 1967), Paula Couto (1952), Chaffee (1952) y Shockey *et al.* (2016), además de imágenes de los fósiles proporcionadas amablemente por G.H. Cassini, G. Billet y S. Hernández del Pino.

Los taxones de la familia Mesotheriidae seleccionados para el análisis han sido incluidos mediante una exhaustiva revisión directa del material y de la bibliografía. Esta revisión se realiza con el fin de conocer la variación intraespecífica y ver cómo afecta a la diversidad taxonómica previamente establecida.

Los caracteres y los estados de caracteres han sido cargados mediante el programa *Mesquite* (Maddison y Maddison, 2011). Los análisis filogenéticos han sido desarrollados utilizando la metodología cladística (Kitsching *et al.*, 1998). La base de datos filogenéticos creada ha sido analizada con los mismos pesos implicados para cada carácter (EWA; Goloboff, 1993) y mediante

el uso de los programas TNT (*version 4.5*; Goloboff y Catalano, 2016) y PAUP (4.0b10; Swofford 2002). Se ha realizado una comparativa entre los resultados con TNT y con PAUP mediante sus dos opciones ACCTRAN (*accelerate transformation*) y DELTRAN (*decelerate transformation*).

Se comparan los resultados de cada uno de los programas en el análisis filogenético con el fin de conocer que programa identifica una historia evolutiva del grupo más parsimoniosa (árbol filogenético más corto), y si hay diferencias tipológicas. Además, el empleo de PAUP se justifica ya que informa de los IR (índices de retención) de cada uno de las autapomorfías de cada taxón, así como de cada sinapomorfías de cada nodo, y por lo tanto indica el grado de homoplasia de cada una de ellas.

Se han realizado análisis de todos los caracteres incluidos —craneomandibular, dentario y poscraneal—, y de un total de 30 taxones —10 grupos externos y 20 mesoterios distintos algunos aún no descritos formalmente—.

Tipo de codificación: El tipo de codificación empleada es a nivel de especie y por lo tanto se basa en incluir codificar los caracteres en base a los individuos considerados pertenecientes a un mismo taxón. Algunos de los caracteres han sido codificados como doble estado (ausencia/presencia), la mayoría de los mismos han sido considerados multiestados y más concretamente ordenados (aditivos) los caracteres desordenados (no aditivos) son una minoría. La codificación de caracteres ha procurado ser de codificación jerárquica de las formas de distintas partes anatómicas de forma independiente. En los casos en que la codificación es la misma para estas distintas partes cercanas (p.ej., parastilo y surco del parastilo) que inicialmente fueron consideradas independientes y posteriormente se ha procedido a fusionar estos caracteres en solo un carácter. Esto pasa en muchos de los caracteres por ejemplo del primer (M1) y del segundo molar superior (M2).

Tipo de búsquedas: El tipo de búsqueda ha sido Traditional Search primeramente con la opción *Wagner Trees*, el número de réplicas inicialmente empleado es de 1000.

Tipo de colapsado de ramas: El ajuste de las ramas empleado en TNT es a través de la opción *Swapping algorithm* en donde sea seleccionado el al algoritmo TBR (*Tree Bisection Reconnection*), el resultado final se obtuvo restringiendo el número de árboles más parsimoniosos guardados por réplica. Por lo tanto, se indica en la opción *trees to save per replication* en 100. Antes de elegir esta opción final se han observado los resultados con mayor número de réplicas como por ejemplo 300, siendo el resultado final invariable. Tras esta primera búsqueda posteriormente se escogió la opción *Trees from RAM*, con el fin de iniciar las búsquedas en cada réplica a partir de cada uno de los árboles más parsimoniosos encontrados en la búsqueda anterior.

Tipo de consenso: Para cada análisis filogenético se ha encontrado un pequeño número de árboles más parsimonioso, cada una de estas opciones filogenéticas ha sido figurada, analizada y discutida. Además, se procede a indicar el árbol de consenso de cada tipo de análisis mediante la opción de consenso estricto (*strict consensus*).

Tratamiento de caracteres: Los caracteres no han sido tratados, y para todos ellos se ha dejado la opción misma de peso de caracteres en la opción predeterminada de 1.

Para los análisis con PAUP, se han empleado en el tipo de análisis A (análisis de todos los caracteres incluidos en la matriz) las opciones de optimización ACCTRAN y DELTRAN. La optimización con ACCTRAN fundamentalmente favorece las sinapomorfías potenciales y no las autapomorfías; mientras que DELTRAN que retrasa las transformaciones favorece las autapomorfías.

C. TÉRMINOS ANATÓMICOS DIRECCIONALES

Se usan los siguientes términos anatómicos direccionales para los elementos craneomandibulares: rostral, distal, lateral, medial, ventral y dorsal (fig. III.1 A-B). Para los elementos dentarios, se usan los términos: mesial, distal, labial (o bucal), lingual, ventral y oclusal (fig. III.2 A, B).

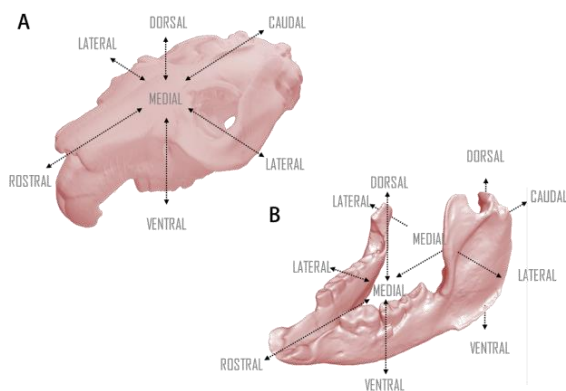


Figura III. 3. Términos anatómicos direccionales empleados; en (A-B) en cráneo y en la mandíbula respectivamente.

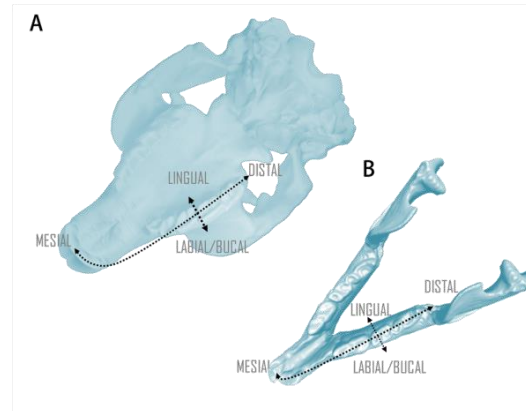


Figura III. 4. Términos anatómicos direccionales empleados en (A-B) dientes superiores e inferiores respectivamente.

Para el esqueleto apendicular se usaron las direcciones siguientes: craneal, caudal (dorsal y palmar, en el autopodio anterior; y dorsal y plantar, en el autopodio posterior), lateral, medial, distal y proximal (fig. III.3).

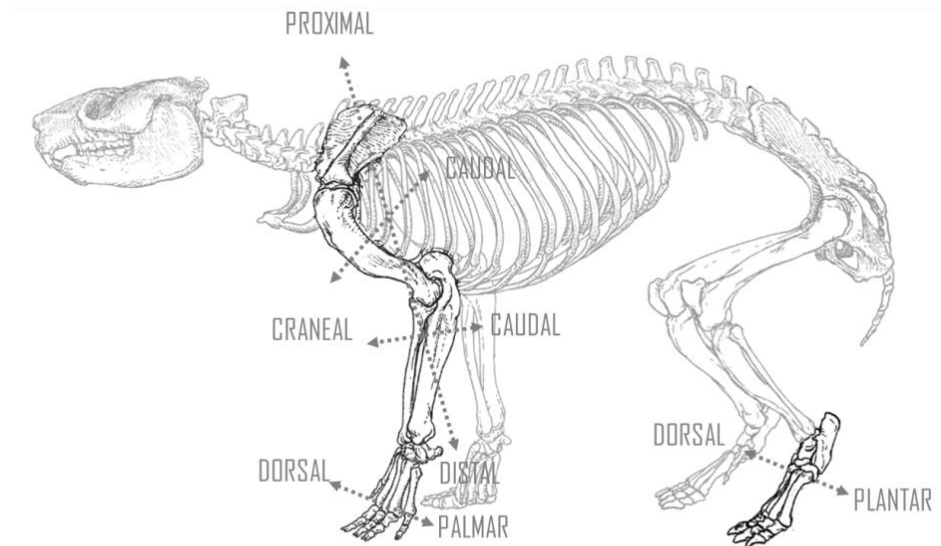


Figura III. 5. Términos anatómicos direccionales usados para los elementos poscraneales apendiculares.

D. ABREVIACIONES ANATÓMICAS

I, incisivo superior; **i**, incisivo inferior; **P**, premolar superior; **p**, premolar inferior; **M**, molar superior; **m**, molar inferior; **Mc**, metacarpo; **Mt**, metatarso. La numeración romana **I-V** hace referencia a los distintos dedos (desde el medial hasta el lateral); el uso de números ordinales **1º-3º** hace referencia a las distintas falanges (de la más proximal a la más distal o ungueal).

E. MEDIDAS LINEALES Y SUPERFICIES DE LA CAVIDAD ENDOCRANEANA

La mayoría de las medidas lineales tomadas de las cavidades endocraneales cerebrales corresponden a Macrini (2009). Además, se incluyen la anchura (OPW) y la altura (OPH) de los pedúnculos olfatorios así como el ratio entre ambas medidas (OPW/OPH) (Fernández-Monescillo *et al.*, 2017a).

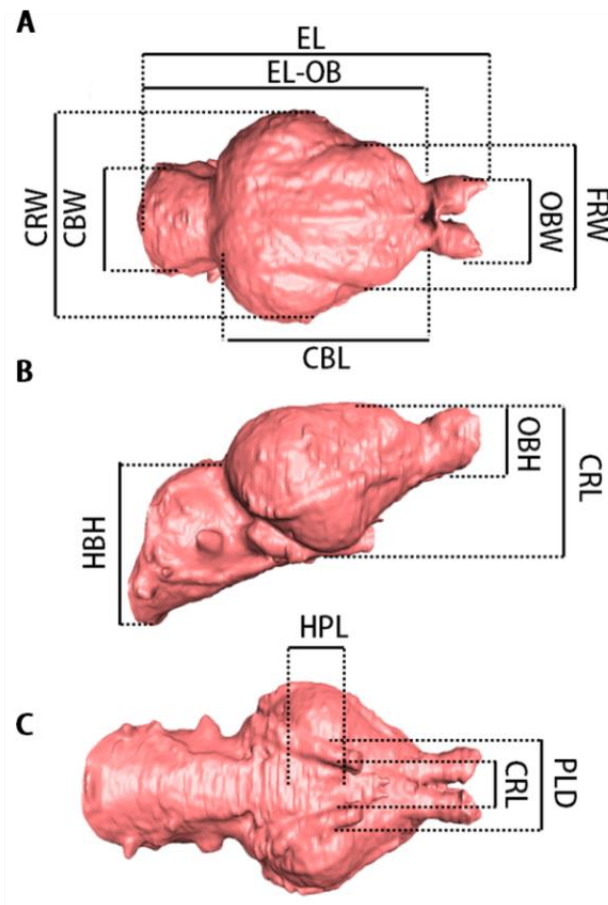


Figura III. 6. Medidas lineales tomadas en las cavidades endocraneales de acuerdo a Macrini (2009). A-C. Cavity craneana en vista dorsal, lateral y ventral respectivamente.

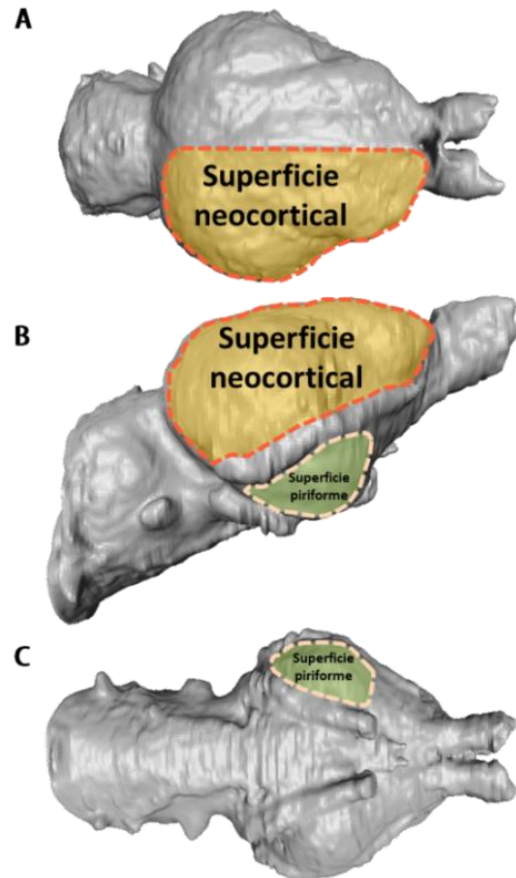


Figura III. 7. Cavidades endocraneales en las que se muestran las superficies estimadas del neocórtex (superficie neocortical) y del lóbulo piriforme. A-C. Cavity endocraneana en vista dorsal, lateral y ventral respectivamente.

Además de estas medidas lineales de la cavidad endocraneana, se tomaron medidas de superficies de las reconstrucciones endocraneales de los distintos taxones de mesoterios empleados en el estudio (fig. III.6). Las superficies estimadas son: (i) la superficie total endocraneana sin considerar los lóbulos olfatorios; (ii) la superficie neocortical y (iii) la superficie del lóbulo piriforme (fig. III.7). Con estos datos se crearon gráficos con el fin de entender cuál es la distribución del EQ en el caso de las distintas familias de notoungulados considerados en el tiempo —Oligoceno-Pleistoceno—. Además, en el caso de los mesoterios, se han dispuesto en gráficos tanto las

estimaciones del NR como del PR y de cómo varían porcentualmente estos valores en el tiempo —Oligoceno-Pleistoceno—.

Todas las medidas lineales de las distintas familias de notoungulados fueron organizadas en una planilla de datos con el software Excel (*version 14.0*, Microsoft Office).

F. RECONSTRUCCIÓN PALEBIOLÓGICA DE *PLESIOTYPOTHERIUM ACHIRENSE*

En base a las medidas craneales, mandibulares y del esqueleto poscraneal, y a las reconstrucciones miológicas se ha propuesto una reconstrucción de la apariencia en vida del mesoterio *Plesiotypotherium achirensense*, que es además la especie cuyos restos están mejor representados y además son más numerosos. La ilustración ha sido realizada por Juan Esteban Rodríguez (J.E.R: <http://juanestebanartwork.com/>).

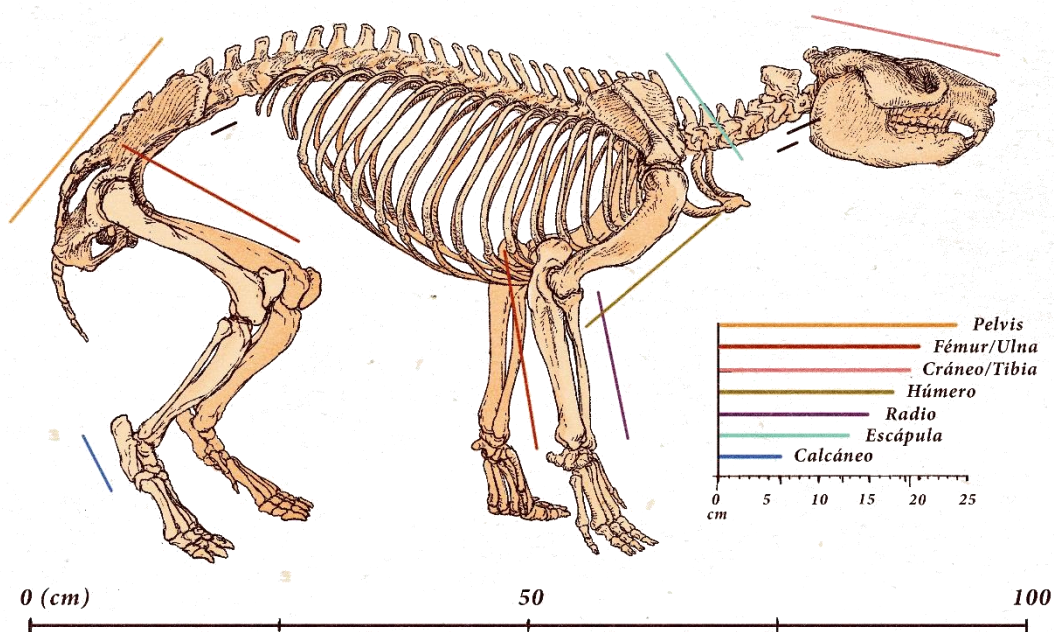


Figura III. 8. Medidas relativas corporales de cada hueso de *Plesiotypotherium achirensense*. Ilustración realizada por Juan Esteban Rodríguez (JER: <http://juanestebanartwork.com/>).

CAPÍTULO IV

Marco geológico y paleobiogeográfico

En este capítulo se procede a definir el contexto geológico de los yacimientos bolivianos de Achiri y Pomata-Ayte. Esta información geológica se añade puesto que esta ha sido la zona de trabajo principal durante el desarrollo de la tesis doctoral, y además en el caso de Achiri es la localidad tipo del taxón de *Plesiotypotherium achirens*. Este mismo taxón es empleado en esta tesis como patrón de comparación de los demás taxones de mesoterios para los elementos poscraneales.

El análisis del aspecto geológico de los yacimientos bolivianos de Achiri y Pomata-Ayte permite compararlos geográfica, temporalmente con otros yacimientos argentinos, bolivianos, chilenos y peruanos en donde se han encontrado mesoterios (Claire, 1969; Villarroel, 1978; Marshall, 1981; Marshall *et al.*, 1983; Anaya *et al.*, 1989; Marshall y Sempere, 1991; Marshall *et al.*, 1992; Saint-André, 1994; Croft *et al.*, 2004; Flynn *et al.*, 2005; Cione, 2015; Shockey *et al.*, 2016; Cerdeño, en prensa).

A. YACIMIENTOS BOLIVIANOS

Achiri es el primer yacimiento boliviano donde se encontraron mesoterios (Villarroel, 1972, 1974a). En este yacimiento del Mioceno superior se describieron las especies *Plesiotypotherium achirens* y *Pl. majus* y se compararon con las otras especies conocidas de mesoterios hasta ese momento que provenían exclusivamente de yacimientos argentinos (Villarroel, 1974a). Villarroel (1974b) describió otro taxón de tamaño más pequeño y de características más primitivas, caracterizado como el nuevo género *Microtypotherium choquecotense* que proviene del Mioceno medio del yacimiento de Choquecota. En el yacimiento del Mioceno medio de Cerdas (o Cerdas-Atocha), fue descrita una especie de tamaño intermedio entre las dos señaladas anteriormente, como *Plesiotypotherium minus* por Villarroel (1978). Townsend y Croft (2010) señalan, en base a nuevo material colectado en el yacimiento de Cerdas, que la adscripción genérica de esta especie es posiblemente errónea, y que correspondería a un nuevo género. Posteriormente, nuevos restos procedentes del yacimiento de Nazareno fueron determinados como *Plesiotypotherium* sp. por Oiso (1991). En su tesis, Saint-André (1994) analizó exhaustivamente una gran parte de los yacimientos neógenos de Bolivia que se conocían hasta la fecha, así como sus localizaciones, edades, faunas asociadas, secuencias sedimentarias y facies. Además, realizó aproximaciones cronológicas para varios yacimientos del resto del continente haciendo referencias a las edades mamífero de América del Sur (*South American Land Mammal Ages*; SALMA). Finalmente, Cerdeño *et al.* (2012) describieron una nueva especie de *Plesiotypotherium* proveniente del yacimiento de Casira (Kasira) de gran tamaño y excepcionalmente bien conservada, bajo el nombre *Pl. casirens*.



Figura IV. 1. Mapa de Bolivia con los yacimientos neógenos en los que se han encontrado mesoterios.

a. Achiri

El yacimiento de Achiri se sitúa en la provincia de Pacajes del departamento de La Paz. La localización del pueblo es 17°12,5' S y 69°00' O, y en varios cerros (Pisakeri, Yauri Raya y Jacha Pucara), se han encontrado numerosos restos fósiles principalmente de mamíferos. Originalmente, estos sedimentos fueron considerados como pliocénicos (Villarroel, 1972). Los estudios geológicos posteriores permitieron identificarlos como pertenecientes al Mioceno superior de la Formación Mauri (Villarroel y Marshall, 1983). Se estimó una edad mínima de $10,35 \pm 0,06$ Ma en base a mediciones en el isótopo de argón ($^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$) de la Toba 76 (Marshall, 1992). La Toba 76 se localiza en sedimentos ubicados subyacentes a la Formación Mauri (aproximadamente 300 metros), que corresponden con la Formación Ulloma.

El miembro del equipo P. Münch (*Géosciences Montpellier*, Universidad de Montpellier) ha datado por el método $^{40}\text{Ar}-^{39}\text{Ar}$ en biotita, una toba procedente del cerro Hanko Hakke, situada aproximadamente a 8 km al este del pueblo de Achiri. El resultado inédito indica una edad absoluta de $10,73 \pm 0,06$ Ma. Existe una discontinuidad sedimentaria entre el oeste y el este en el área de Achiri debido a una falla orientada del noroeste hasta el sudoeste. Por esa razón, los sedimentos de los cerros del este, como por ejemplo cerro Pisakeri, están ubicados aproximadamente unos 300 metros por encima de los cerros localizados al oeste (Saint-André, 1994).

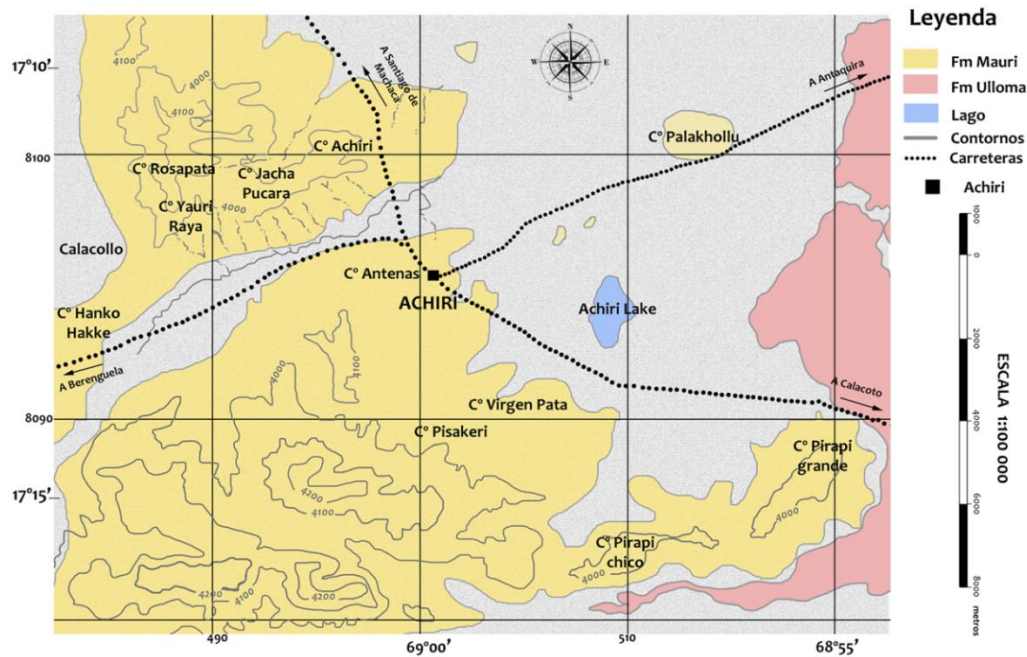


Figura IV. 2. Mapa geológico del yacimiento de Achiri. (Provincia de Pacajes, departamento de La Paz, Bolivia) donde se puede observar las localidades en las que fueron encontrados fósiles de vertebrados y las formaciones Mauri y Ulloma.

En dirección oeste, los niveles sedimentarios son más recientes (cerros Pirapi grande y Pirapi Chico). El holotipo de *Pl. majus* fue encontrado a unos 7-8 km al sudeste del pueblo de Achiri entre los cerros Pirapi grande y Pirapi chico. El holotipo y los paratipos de *Plesiotypotherium achirens* se encontraron a 3 km al este del pueblo de Achiri.

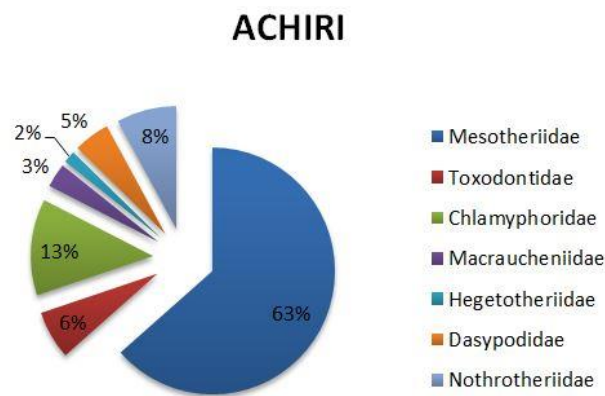


Figura IV. 3. Composición faunística de los sedimentos miocenos del yacimiento de Achiri, mostrando los porcentajes de distribución de distintas familias de mamíferos según la cantidad de especímenes.

La composición faunística del yacimiento de Achiri se ha realizado considerando las familias de distintos órdenes. Se observa que los mesoterios son mayoritarios y constituyen un 63 % de la fauna de mamíferos, muy por encima de las otras familias representadas (fig. IV.3).

b. *Pomata Ayte*

En esta tesis se analiza nuevo material de mesoterios procedente del yacimiento de Pomata Ayte, que históricamente ha sido considerado de edad pliocénica. Nuevas misiones de campo (2012, 2015 y 2018) han permitido reconocer nuevos sedimentos del mioceno en los que se han encontrado mesoterios (Pujos *et al.*, 2016). Además, se han localizado numerosas tobas volcánicas que han permitido obtener dataciones inéditas.

El yacimiento de Pomata Ayte se sitúa dentro del departamento Oruro, en la provincia Carangas, a 24 km al oeste de Corque, 2.5 km al este y noreste de Pomata Ayte, al este de la pista de Corque y con una localización *ca.* de 18°20' S, 67°55' O. Este yacimiento ha sido formalmente considerado como pliocénico en base a las dataciones y la asociación faunística encontrada (Hoffstetter *et al.*, 1972; Marshall *et al.*, 1983; Hoffstetter, 1986); Marshall y Sempere, 1991; Saint-André, 1994).

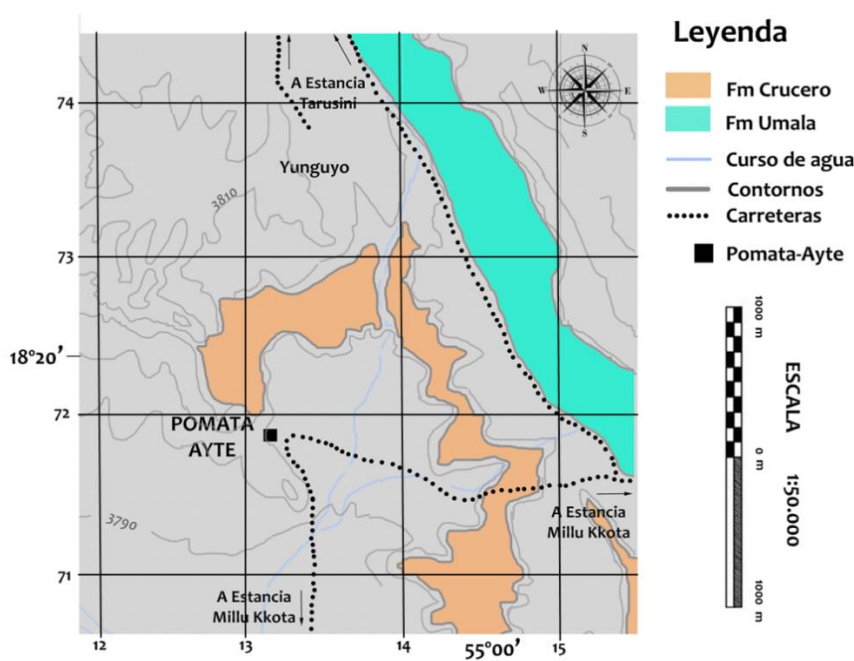


Figura IV. 4. Mapa geológico del área de los yacimientos miocénicos y pliocénicos de Pomata Ayte (provincia de Carangas, departamento de Oruro, Bolivia) donde se puede apreciar la localidad fosilífera de Pomata-Ayte y las formaciones Crucero y Umala.

Los sedimentos pliocénicos se encuentran por encima de la Toba 76, que ha sido datada entre 5,5 Ma (método K-Ar; Evernden *et al.*, 1966) y 5,4 Ma (Hoffstetter *et al.*, 1972). La nueva datación inédita de la misma, llevada a cabo por P. Münch (*Géosciences Montpellier*), indica una edad absoluta ligeramente más joven de $5,20 \pm 0,04$ Ma que, por lo tanto, correspondería al principio del Plioceno. Estos sedimentos pliocénicos corresponden a la formación Umala, reconocida también en los yacimientos de Ayo Ayo, Vizcachani y Umala (Marshall *et al.*, 1983).

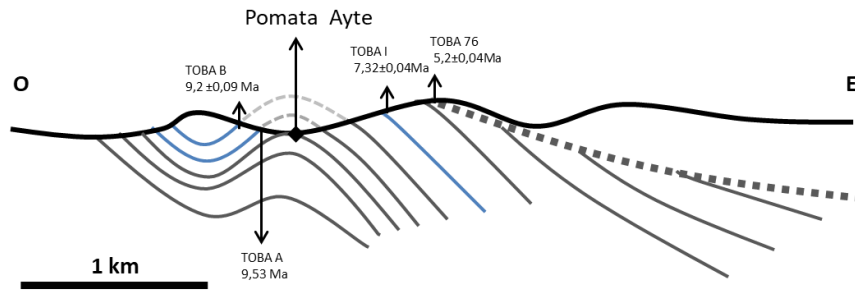


Figura IV. 5. Sección oeste (O) este (E) del anticlinal del yacimiento de Pomata Ayte, modificado de Hoffstetter *et al.* (1972) y en la cuales están mencionadas las dataciones absolutas realizadas sobre tobas volcánicas.

Los estratos miocénicos, ubicados al norte del pueblo de Pomata Ayte, son parte de un gran anticlinal, erosionado en su parte superior y cuyo eje transversal se orienta de este a oeste (fig. IV. 4 y 5).

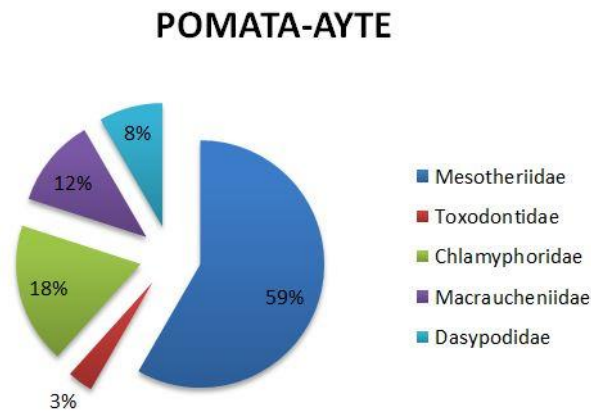


Figura IV. 6. Composición faunística de los sedimentos miocenos del yacimiento de Pomata Ayte mostrando las porcentajes de distribución de distintas familias según la cantidad de especímenes.

Los estratos se orientan de norte a sur y se conservan a ambos lados por lo que las secuencias sedimentarias encontradas al este están también presentes en el oeste. Es posible continuar la misma secuencia de sedimentación al este del anticlinal. En esta secuencia, se encontraron una gran cantidad de tobas volcánicas.

La distribución faunística de los fósiles encontrados en los sedimentos del Mioceno superior en el yacimiento de Pomata Ayte, indica una amplia presencia de mesoterinos muy por encima de las demás faunas analizadas, *ca.* 59 % (fig. IV.6), mientras que no se encontró ningún mesoterio en los sedimentos pliocénicos de este yacimiento.

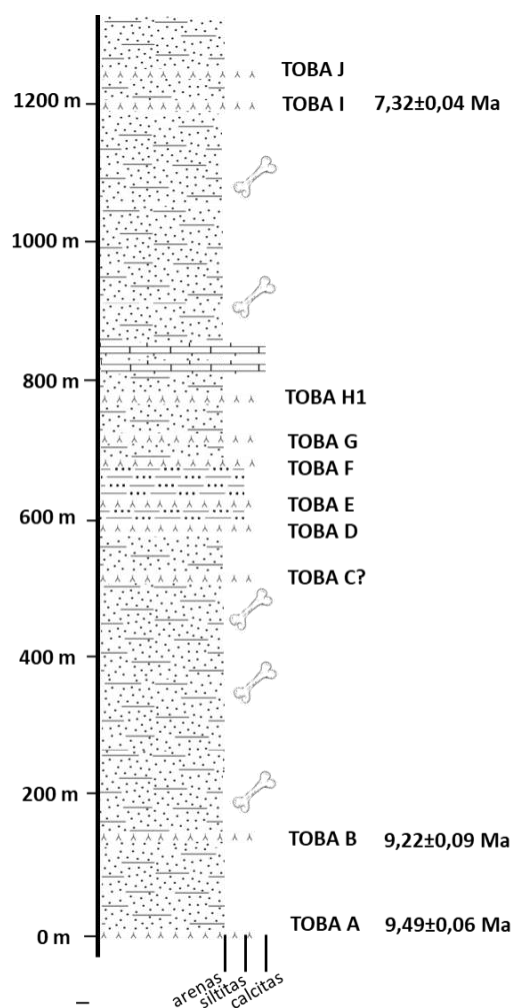


Figura IV. 7. Sección sedimentaria del lado este del anticlinal, en dirección oeste este. La imagen del hueso indica los sedimentos en los que se han encontrado restos de mesoterios.

La mayoría de los sedimentos que constituyen la Formación Pomata (=Crucero) son arcillas rojizas que se depositaron entre las tobas, se reconocen también algunos sectores de siltitas como por ejemplo entre las tobas D, E, E y F y también dos niveles calcáreos ubicados por encima de la toba H.

La naturaleza sedimentaria de cada toba difiere entre sí (P.-O. Antoine, *comm. pers.*, 2017): por ejemplo la toba A tiene presencia de convolutas y de sismitas; la toba B tiene presencia únicamente de sismitas; la toba D es una toba laminada con pumitas; la toba E es gris con un patrón marrón claro y presencia de mica; la toba G tiene presencia de sismitas; la toba H se caracteriza por presencia de micas negras y la toba I es una toba gris con micas negras hexagonales y con cuarzo detrítico (fig. IV. 7).



Figura IV. 8. Reconstrucción en vida de *Plesiotypotherium achirens* procedente del yacimiento de Pomata Ayte. Ilustración realizada por Jorge A. González.

c. Otros yacimientos bolivianos

En Bolivia existen un gran número de yacimientos miocenos en los que se encuentran mesoterios. El yacimiento de Choquecota se sitúa en la Provincia de Carangas, departamento de Oruro, a unos 30 km al norte del yacimiento de Pomata Ayte. En Choquecota se encontró y se describió la especie *Microtypotherium choquecotense*, en base a los restos descubiertos en las proximidades de la localidad tipo que es la Estancia Hakallinka (Villarroel, 1974b), que se sitúa a unos 5 km al sureste de la toba 76 ($5,2 \pm 0,04$ Ma), en el lado este del sinclinal Pomata. Los sedimentos de Choquecota se sitúan dentro de la formación Totorá de edad Mioceno medio (Hoffstetter, 1972).

El yacimiento de Nazareno se sitúa en la provincia de Sud Chichas en el departamento de Potosí. Oiso (1991) describió en esta localidad numerosos restos cráneo-mandibulares, dentarios y apendiculares que fueron determinados como *Plesiotypotherium* sp. Estos restos tal y como consta en la publicación se deberían encontrar en el repositorio del antiguo GEOBOL (actual SERGEOMIN), desafortunadamente muchos de los restos de los vertebrados fósiles que se encontraban en este repositorio se encuentran desaparecidos, como por ejemplo todos estos restos

procedentes de Nazareno; (M F-M *obs. pers.*). Los sedimentos fueron asignados a la formación Nazareno (Castellanos, 1925), de edad mamífero Colluncurenses o Friasienses (Mioceno medio).

El yacimiento de Quebrada Honda, situado en el departamento de Tarija, ha sido uno de los yacimientos bolivianos más estudiados (Hoffstetter, 1977; MacFadden y Wolff, 1980; Takai *et al.*, 1984; Croft, 2007; Catena *et al.*, 2016). Los niveles de este yacimiento corresponden a la edad mamífero Laventense donde se encontró el mesoterio '*Plesiotypotherium*' *minus* (Croft, 2007; ver Townsend y Croft, 2010). Esta especie fue primeramente descrita por Villarroel (1978), en el yacimiento de Estación de Cerdas, provincia Nor Chichas, departamento de Potosí. Los "Estratos de Cerdas" de este yacimiento pertenecen a la Formación Quehua (Velasco *et al.*, 1966). Villarroel (1978) informó que en las proximidades del yacimiento de Cerdas, entre las estaciones de Cerdas y Atocha, se encontraron restos de *Mi.* cf. *choquecotense*.

La revisión del material procedente del yacimiento de Cerdas, indica que probablemente la adscripción a ese género es errónea (*Pl.* *minus*; Townsend y Croft, 2010). El holotipo de esta especie (= GB 226) de la edad mamífero Friasiense está definido en base a restos mandibulares y a dentición inferior que se encuentran actualmente perdidos (MF-M *obs. pers.* en el MNHN-Bol y en SERGEOMIN).

Marshall (1983) menciona un trabajo inédito de Hoffstetter y Villarroel en el que indican que en el yacimiento de Quehua (en la zona sur del Altiplano boliviano), se encuentra la especie *Pl.* cf. *majus* en niveles superiores y *Pl. achirensis* 40 metros más abajo en los estratos inferiores.

En el yacimiento mioceno o plioceno de Casira (Kasira), ubicado en la provincia Modesto Omiste del departamento de Potosí, se describió el único ejemplar muy bien conservado y prácticamente completo de *Plesiotypotherium casirensis* (Cerdeño *et al.*, 2012).

B. PALEOBIOGEOGRAFÍA Y DISTRIBUCIÓN TEMPORAL

La familia Mesotheriidae refleja aproximadamente unos 32 Ma de historia evolutiva, desde el Oligoceno inferior hasta el Pleistoceno medio. Por un lado, la subfamilia Trachytheriinae esta relegada exclusivamente a yacimientos oligocenos, fundamentalmente de edad mamífero Deseadense, o incluso pre-Tinguiriquense (ver Billet *et al.*, 2008; fig. IV. 8; y tabla IV.1). La distribución paleobiogeografía es muy amplia y la especie tipo *Trachytherus spegazzinianus* se registra desde la provincia argentina de Chubut hasta el yacimiento del Altiplano boliviano de Lacayani (Billet *et al.*, 2008). *Trachytherus alloxus* proviene del altiplano boliviano y más concretamente del yacimiento de Salla (Billet *et al.*, 2008). El taxón *T. subandinus* proviene del Rio Pluma, en la provincia de Cochabamba, Bolivia (Villarroel *et al.*, 1994).

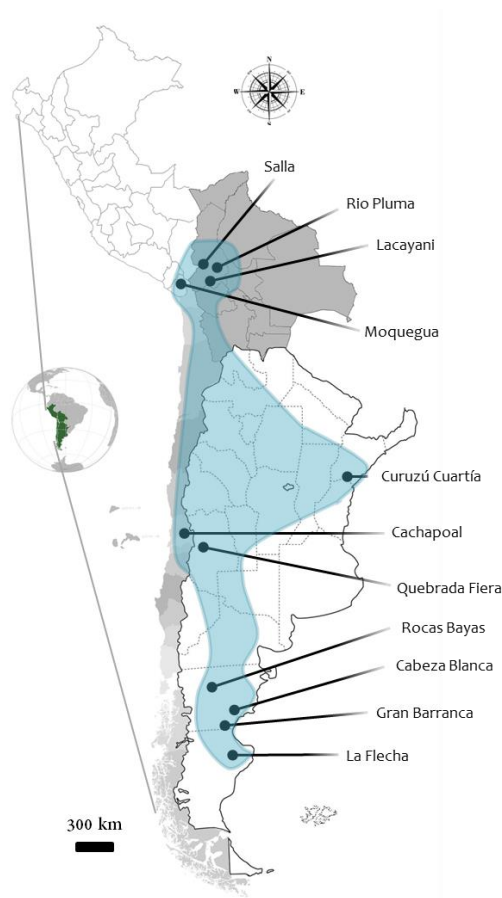


Figura IV. 9. Mapa de distribución geográfica de la subfamilia Trachytheriinae donde se puede apreciar los yacimientos oligocenos (círculos y color azul) de Argentina, Bolivia, Chile y Perú.

Una nueva especie de traquiterino, *T. ramirezi*, ha sido descrita en el yacimiento de Moquegua a una altura de 1663 msnm. (17° 12'S; Shockey *et al.*, 2016). En definitiva, la paleobiogeografía de esta familia es muy extensa a lo largo del continente y, hasta la fecha, su presencia está restringida a Bolivia, Argentina y el sur de Perú. En cuanto a latitudes, la presencia más septentrional proviene del yacimiento boliviano de Salla (aproximadamente *ca.* 17° 5'S). Por otro lado, el registro más austral es *ca.* 47° 53'S y corresponde al yacimiento de La Flecha, al sur de

la provincia de Santa Cruz, Argentina. Finalmente, la longitud más al este es la del yacimiento de Curuzú Cuatia, en la provincia argentina de Corrientes con *ca.* 58° 2'S, y la más al oeste, la del yacimiento peruano de Moquegua con *ca.* 70° 52' O (Shockey *et al.*, 2016). Shockey *et al.* (2016) indican un origen de diversificación de los mesoterios basales que está ligado a latitudes medias.

Durante el Neógeno, la subfamilia Mesotheriidae no tiene una dispersión tan grande como la de la subfamilia paleógena Trachytheriinae, especialmente en el sur de la Patagonia; pero tiene una mayor distribución temporal (tabla VI.1). Durante el Mioceno inferior y medio, la dispersión de los mesoterios parece estar muy ligada al desarrollo de la cordillera andina, ocupando las zonas del Altiplano boliviano y del centro oeste y sur de Argentina, en donde empiezan a ocupar regiones fuera de la zona propiamente montañosa (fig. IV.10). Temporalmente, los mesoterios más basales aparecen en yacimientos argentinos de edades mamífero Colhuehuapiense y Santacruciense (Mioceno inferior; tabla VI.1).

Durante el Mioceno superior en la zona del Altiplano boliviano, los mesoterios mantienen una distribución similar a la de los traquiterinos. Además, en yacimientos del Mioceno superior (Achiri y Pomata Ayte) los mesoterios son siempre el grupo más abundante de la fauna de mamíferos (fig. VI.3 y 6). Finalmente, la subfamilia no está representada en los yacimientos pliocenos del Altiplano boliviano (a falta de definir la edad del yacimiento de Casira) (Marshall *et al.*, 1983; Hoffstetter, 1986). Un ejemplo de este mismo patrón de sustitución de fauna, en la transición Mioceno-Plioceno, parece darse en el yacimiento de Casira, en donde aparece el último mesoterio *Pl. casirensis*. La composición faunística del yacimiento de Casira tiene principalmente características propiamente pliocenas con la presencia de los perezosos *Megatherium altiplanicum* y *Simomyodon uccasamamensis* (F. Pujos, *comm. pers.*, 2018).

Estos cambios faunísticos ocurridos en el Altiplano central pueden ser debidos al incremento de altitud de 1500 m a 4000 m, que tuvo lugar entre 10 Ma y 6 Ma (Garzione *et al.*, 2008; Lamb, 2016). Además, en esas épocas, el clima cambió rápidamente de una temperatura cálida con una media anual de 20° C, hasta la temperatura altitudinal actual con una media anual de 8-9° C (Gregory-Wodzicki *et al.*, 1998).

En Bolivia, los mesoterios reconocidos son de edades mamífero Chasicoense y Huayqueriense. Durante el Mioceno superior, en las regiones medias de Argentina, la distribución de esta familia comienza a orientarse hacia el este ocupando espacios alejados de la cordillera andina, en una gran cantidad de yacimientos coincidentes con la edad mamífero Huayqueriense (tabla VI.1). Finalmente, durante el Plioceno y el Pleistoceno, los representantes de la subfamilia Mesotheriinae están relegados por un lado al oeste y por otro en la costa atlántica argentina, con latitud máxima 38°50'S y mínima 34°30'S.

PERIODO	EPOCA		Inicio	SALMA	Final	Vacimientos Bolivia	Vacimientos Argentina	Vacimiento Chile	Vacimientos Perú
Cuaternario	PLEISTOCENO		1492 CE	PLATENSE	8,5 Ka	Pomata Ayte	Toscas del - Rio de La Plata Cantera La Plata Fm. Miramar Mar de Plata		
			8,5Ka	LUJANENSE	128 Ka				
			128Ka	BONAERENSE	400 Ka				
			0,4 Ma	ENSENADENSE	1,8 Ma				
			1,8 Ma	MARPLATENSE	3,3 Ma				
Neógeno	PLIOCENO		3,3 Ma	CHAPADMALALENSE	4,5 Ma	Achiri	Fm. Corral - Quemado Rio Quinto Monte Hermoso Fm. Tunuyán La Huertita Fm. Huayquerías Salinas de Gualicho Salinas Grandes de Hidalgo Fm. Andallhuata Fm. Cerro Azul Fm. Epecuen (Adolfo Alsina) Fm. Salicas Fm. El Palo Arroyo Chasicó Los Llanos Fm. Saladillo	Caragua	
			4,5Ma	MONTEHERMOSENSE	5,3 Ma				
			5,3 Ma	HUAYQUERIENSE	9 Ma				
	MIOCENO	Superior	9 Ma	CHASIQUENSE	10 Ma	Quebrada Honda (Rio Rosario) Choquecota Nazareno Cerdas	Collón Cura Fm. Barranca de los Loros Rio Collón Cura Laguna Blanca? Cerro Guenguel Fm. Vaca Mahuida		
			10 Ma	MAYOENSE	11,8 Ma				
			11,8 Ma	LAVENTENSE	13,8 Ma				
			Lapso						
		Medio	14 Ma	COLLUNCURENSE	15,5 Ma	Atocha	Fm. Chinchies Fm. Mariño Fm. Aisol Fm. Chichinales	Chucal	
			15,5 Ma	FRIASENSE	16,3 Ma				
			Lapso						
		Inferior	16 Ma	SANTACRUCENSE	19 Ma	Lacayani Salla Rio Puma	Quebrada Fiera Cabeza Blanca. Rocas Bayas La Flecha Curuzú Cuatía	Cachapoal	Moquegua
			Lapso						
			20,1 Ma	COLHUEHUAPENSE	21 Ma				
	Lapso								
	Paleógeno	OLIGOCENO		24,2 Ma	DESEADENSE	29,4 Ma			

Tabla IV. 1. Yacimientos de Argentina, Bolivia, Chile y Perú en los que se han encontrado taxones de la familia Mesotheriidae, correlacionados con las edades mamífero (*SALMAS*), periodos y épocas en las que se establecen. Este gráfico ha sido realizado en base a los trabajos de Marshall *et al.* (1981), Croft *et al.* (2004, 2009), Cione *et al.* (2015), Slater *et al.* (2016), Cerdeño (en prensa, 2018) y en los datos inéditos de esta tesis. Abreviatura: Fm= formación.

En la zona próxima a la cordillera andina, se mantiene minoritariamente la presencia de mesoterinos (a la espera de confirmar la edad precisa del yacimiento de Casira). ‘*Typotheriopsis*’ *internum* proveniente de Catamarca, Argentina (Fm. Corral Quemado), junto con *Pseudotypotherium subinsigne* proveniente de Mendoza, Argentina (Huaquerías) serían las dos últimas especies ligadas a zona de cordillera andina durante el Plioceno (ver Reguero y Candela, 2011; Bonini *et al.*, 2017).

El último representante de la familia Mesotheriidae es *Mesotherium cristatum*, que es el fósil guía definiendo la zona estratigráfica o biozona de *Mesotherium cristatum* (Soibelzon *et al.*, 2008a, 2008b). Los límites temporales de esta biozona son de *ca.* 0,78 Ma *ca.* 1,95 Ma, los cuales se sitúan dentro de la edad mamífero Ensenadense (ver Verzi *et al.*, 2004; Soibelzon, 2008; Soibelzon *et al.*, 2008a, 2008b, 2009b, 2010; Cione *et al.*, 2015).

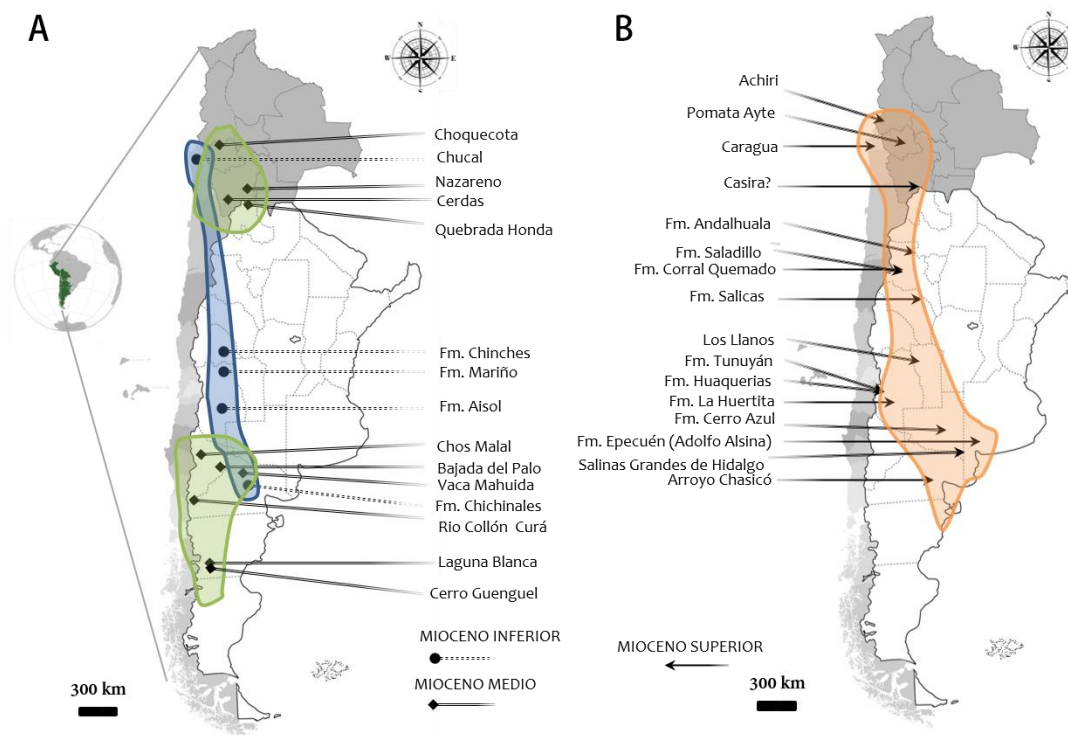


Figura IV. 10. Mapa de distribución geográfica de la subfamilia Mesotheriinae y de los yacimientos de Argentina, Bolivia y Chile en los cuales se han encontrado. **A.** Mioceno inferior (círculos y color azul) y Mioceno medio (rombos y color verde); **B.** Mioceno superior (flechas y color naranja).

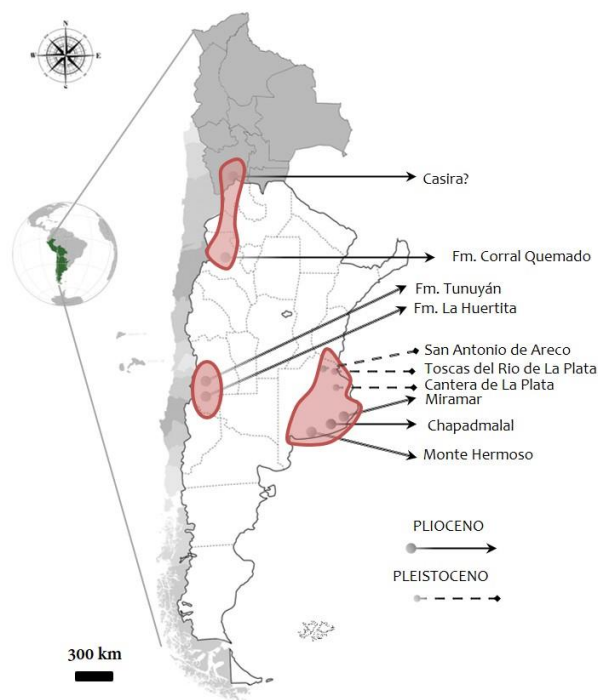


Figura IV. 11. Mapa de distribución geográfica de la subfamilia Mesotheriinae y de los yacimientos en los que se han encontrado durante el Plioceno (línea continua) y el Pleistoceno (línea discontinua).

En conclusión, la familia Mesotheriidae ha ocupado amplias zonas en el continente sudamericano durante el final del Paleógeno, el Neógeno, y el Pleistoceno medio. Estos patrones de distribución parecen estar fuertemente ligados a un origen andino y altiplánico, para luego ampliar su área de distribución alejada de las zonas altiplánicas, y ocupando mayoritariamente zonas orientales de menor altitud y con menores accidentes geográficos.

CAPÍTULO V

Paleontología sistemática

La clasificación sistemática de la familia Mesotheriidae es la siguiente:

REINO: Animalia Linnaeus, 1758

FILO: Chordata Bateson, 1885

CLASE: Mammalia Linnaeus, 1758

SUBCLASE: Theria Parker y Harswell, 1897

INFRACLASE: Eutheria Gill, 1872

SUPERORDEN: Panperissodactyla Welker *et al.*, 2015

ORDEN: Notoungulata Roth, 1903

SUBORDEN: Typotheria Zittel, 1892

FAMILIA: Mesotheriidae Alston, 1876

SUBFAMILIA: Trachytheriinae Ameghino, F. 1889

SUBFAMILIA: Mesotheriinae Alston, 1876

McKenna (1975) indicó la denominación Meridiungulata o ungulados meridionales para diferenciar los ungulados sudamericanos respecto a los demás ungulados (Euungulata). Se considera como ungulado a los mamíferos placentarios caracterizados por tener presencia de cascos (Flynn y Wyss, 1998). Actualmente, los notoungulados se engloban dentro del superorden Panperissodactyla que identifica a los perisodáctilos actuales como el grupo más cercano al clado Notoungulata-Litopterna (Buckley, 2015; Welker *et al.* 2015). El orden Notoungulata fue definido por Roth (1903): “...se pueden reunir un gran número de ungulados que tan solo se han desarrollado en Sud-América y que no han emigrado. Estos se dividen en varios subordenes y muchas familias, a las cuales pertenecen, entre otras, los Toxodontidos, Typotheridos, Homolodontotheridos, Notohippidos, Archaeohyracidos, Notopithecidas, Notostylopidas, etc., etc.”. El orden Notoungulata queda reconocido como grupo natural y por lo tanto monofilético (Roth, 1903; McKenna, 1975; Simpson, 1934, 1948, 1967). Simpson (1945) considera que por sus similitudes dentarias el taxón holártico *Arctostylops* debe ser incluido dentro de Notoungulata; posteriormente, Cifelli *et al.* (1985) excluyen a ese último taxón. Actualmente se acepta la definición general de los Notoungulata indicada por Cifelli (1993) y seguida posteriormente por McKenna y Bell (1997). Se consideran catorce familias dentro del orden Notoungulata: Henricosborniidae, Notostylopidae, Notopithecidae, Isotemnidae, Homalodotheriidae, Leontiniidae, Notohippidae, Toxodontidae, Oldfieldthomasiidae, Archaeopithecidae, Interatheriidae, Archaeohyracidae, Mesotheriidae y Hegetotheriidae. Esta gran cantidad de familias que surgieron en el continente- isla sudamericano da una idea del gran éxito de los notoungulados, llegando a ser el grupo más diverso y exitoso de las faunas nativas durante el Cenozoico temprano y medio (Patterson y Pascual, 1972; Reig, 1981; Cifelli, 1985, 1993; Reguero y Prevosti, 2010; Martínez *et al.*, 2016). Los notoungulados experimentaron una gran explosión

evolutiva durante la transición Eoceno-Oligoceno (EOT), momento en el que se diversificaron dando lugar a gran variedad de formas corporales. Por lo tanto se encuentran pequeñas formas como roedores (Interatheriidae) y formas similares a conejos (Hegetotheriidae), formas medianas a grandes similares a tapires en tamaño (Isotemnidae) y formas grandes como rinocerontes (Toxodontidae). Cifelli (1993) realizó un primer análisis filogenético del orden Notoungulata sugiriendo la parafilia de algunos subórdenes y familias. En el caso del suborden Typotheria, este autor indica que las familias Hegetotheriidae, Archaeohyracidae y Mesotheriidae constituyen una unidad monofilética y son conocidos como los notoungulados rodentiformes (Reguero y Prevosty, 2010). Los subórdenes tradicionalmente reconocidos dentro de Notoungulata son Toxodontia y Typotheria, los cuales se consideran monofiléticos (Cifelli, 1993; Billet *et al.*, 2011).

La **familia Mesotheriidae** fue definida por Alston (1876) quien la incluyó dentro del orden Glires en un nuevo suborden llamado Hebetidentati. En esta descripción se indicaron las características del único mesoterio conocido hasta esa fecha: *Mesotherium cristatum*. La descripción original de Alston (1876, p. 98) es: “Dos incisivos superiores, cuatro inferiores, el segundo par es muy pequeño y localizado por debajo del par medial, el esmalte continúa alrededor del diente, y sus coronas están excavadas transversalmente, sin borde afilado. Dientes amoladores sin raíz, curvados con su convexidad dirigida hacia afuera. Cóndilos mandibulares y cavidad glenoidea transversa. La fíbula articula con el calcáneo”.

En este capítulo se incorporan las descripciones de las especies de la familia Mesotheriidae que se consideran válidas, indicando además los caracteres distintivos de los taxones (en negrita). Además, se indican las características que llevan a sugerir la serie de sinonimias propuestas en esta tesis y que están recogidas en la Tabla V. 1.

A. SUBFAMILIA TRACHYTHERIINAE

Ameghino, F., (1894) creó la familia "Trachytheridae" con el propósito de separar al género *Trachytherus* del resto de los Typotheria conocidos en esa época. Para fundamentar esta familia Ameghino se basó en las diferencias dentarias, p.ej., tamaño de los incisivos centrales superiores, los i2 3 reducidos, caninos pequeños y ausentes, la trilobulación de los molares superiores, la presencia de cemento y la hipsodoncia de los molares.

Simpson (1945) acuñó el nombre Trachytheriinae y reconoció dentro de esta subfamilia solamente dos géneros: *Trachytherus* Ameghino, F. 1889 y '*Proedium*' Ameghino, F. 1895, ambos con registro en la Edad Deseadense. Del género '*Proedium*' sólo se conocen restos muy fragmentarios (MACN A52 495, fragmento de sínfisis mandibular sin dientes [Tipo de *Proedium solitarium*]) y su validez es cuestionable. Según Patterson (1934a) *Proedium* es congénérico con *Trachytherus*.

Ameghino (1889 y 1891) distinguió dos especies de *Trachytherus*: *T. spegazzinianus* y *T. conturbatus*. Las diferenció por el tamaño, siendo la segunda menor que la primera. Según Patterson (1934) y Sydow (1988) el tamaño del tipo de *T. conturbatus* (MACN A-236, un I1 derecho aislado) representa un extremo de la variación intraespecífica de *T. spegazzinianus*.

Patterson (1934) y Sydow (1988) el tamaño del tipo de *T. conturbatus* (MACN A-236, un I1 derecho aislado) representa un extremo de la variación intraespecífica de *T. spegazzinianus*.

Las características morfológicas que identifican a la subfamilia Trachytheriinae según los estudios realizados en esta tesis son: El ratio MDL / BLW del M1 es mayor o igual a 1; la fosétida del trigónido-talónido está presente; el pliegue lingual del talónido esta normalmente ausente en el m2; el P3 es siempre más ancho que largo; los bordes laterales del foramen incisivo son rostralmente divergentes; el recorrido transversal en el paladar de la sutura del premaxilar con el maxilar es ligeramente convergente rostralmente; el borde mesial del I1 es curvo; el i1 es más ancho en la parte mesial que en la distal; el ratio MLD/BLW del p4 es siempre menor o igual a 1,5; y la fosa suborbitaria alcanza la zona media de la plataforma infraorbitaria.

a. *Trachytherus* Ameghino, F., 1889.

Se consideran en total cuatro especies válidas; dos de ellas son confusas o están pobremente definidas e identificadas. Billet *et al.* (2008) realizaron una exhaustiva revisión sistemática de este género, en donde se discuten las características de la especie *Trachytherus mendocensis* Simpson y Minoprio 1949; pero no se está seguro de su adscripción a nivel genérico. Cerdeño (2007) y Cerdeño *et al.* (2008) revisan este material descartando que el material proveniente de la Fm. Mariño corresponda a este género y a esta subfamilia. Cerdeño (en prensa) identifica esta especie dentro del nuevo género *Rusconotherium mendocense* y miembro de la subfamilia Mesotheriinae.

- i. *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, F., 1889.

Holotipo: MACN A 235 y 236.

Localidad tipo: Gobernación de Neuquén, Argentina.

Edad y distribución: Oligoceno; piso pehuenche (Ameghino, F., 1889), edad mamífero (*SALMA*) Deseadense; localidades de Curuzú Cuatiá, La Flecha, Gran Barranca, Cabeza Blanca, Rocas Bayas, Quebrada Fiera, Argentina; Lacayani, Bolivia.

Etimología: la especie está dedicada al reconocido botánico Carlos Spegazzini.

Nueva diagnosis del taxón *Trachytherus spegazzinianus*:

Cráneo: La fosa infraorbitaria ocupa prácticamente la totalidad de la plataforma infraorbitaria y además se encuentra lateralizada.

Dentición superior: El pliegue del esmalte, o surco lingual, del metalofio en los M2 y M3 está normalmente ausente. El grosor del cemento, independientemente de su disposición, supera el grosor del esmalte. El I1 inicialmente si tiene esmalte en la cara lingual que con el desgaste desaparece.

Mandíbula: La altura del borde distal de la sínfisis mandibular se localiza a la altura del M1. La rama mandibular tiene bordes dorsal y ventral rostralmente convergentes. No hay presencia de foramen incisivo en la parte distal al M3. El borde ventral de la sínfisis mandibular es plano o ligeramente cóncavo ventralmente. Bordes laterales de la sínfisis mandibular son rostralmente convergentes.

Dentición inferior: El pliegue lingual en el talónido del m3 se encuentra siempre ausente, el pliegue de esmalte o surco lingual está ausente en el p4. Premolares con forma eminentemente triangular. Molares más largos mesiodistalmente que anchos bucolingualmente. La fosétida del trigónido-talónido está presente, el pliegue lingual del talónido esta normalmente ausente en el m2, el i1 es más ancho en la parte mesial que en la distal, el ratio MLD/BLW del p4 es siempre menor o igual a 1,5. Presencia de concavidad de esmalte lingual en m1 y m2 y m3.

Sinonimias anteriormente propuestas para el taxón *Trachytherus spegazzinianus*:

- a. *Anatrachytherus soriai* Reguero y Castro 2004 (sinonimia propuesta por Billet *et al.* 2008)

Holotipo: MACN A52-490, mandíbula incompleta con los i1-2, alvéolo del p1 y los p2-m2 (serie derecha); i1-2, alvéolo del p1 y los p2-m3 (serie izquierda) (Ameghino, 1897: 26, Fig. 13).

Localidad tipo: Cabeza Blanca (45° 13,55'S; 67°28,07'W), Estancia Venter, Departamento Escalante, Chubut.

Edad: Formación Sarmiento, Miembro Puesto Almendra, edad mamífero Deseadense.

- a. *Trachytherus curuzucuatense* (Podestá 1899) (sinonimia propuesta por Billet *et al.* 2008)

Holotipo: MACN 6867, cráneo muy mal preservado con la dentadura sumamente desgastada en parte por erosión.

Localidad tipo: Arroyo Castillo, Departamento de Curuzú Cuatiá, Corrientes.

Edad: edad mamífero (*SALMA*) Deseadense, Fm. Fray Bentos.

- ii. *Trachytherus subandinus* Villarroel *et al.*, 1994.

Holotipo: YPFB PAL 7224. (N° de muestra JB-30P).

Localidad tipo: flanco nororiental de la Serranía de Mosetenes, en el río Pluma afluente del río Secure; en el flanco noreste del anticlinal de Chimoro, provincia Ayopaya del departamento de Cochabamba, Bolivia.

Edad y distribución: Oligoceno, edad mamífero (*SALMA*) Deseadense.

Nueva diagnosis del taxón *Trachytherus subandinus*:

Dentición superior: Crista2-crochet en la matriz dentaria molar (M1-M3. Parastilo marcado en P4-P2. Foseta en P4 y P3.

- iii. *Trachytherus alloxus* Billet *et al.*, 2008.

Holotipo, paratipo y serie tipo ver Billet *et al.* (2008).

Localidad tipo: Salla, departamento de La Paz, Bolivia.

Edad: Oligoceno, edad mamífero (*SALMA*) Deseadense.

Etimología: *alloxa* significa abundante en aimara y hace referencia al gran número de especímenes encontrados en el yacimiento de Salla (Billet *et al.*, 2008).

Nueva diagnosis del taxón *Trachytherus alloxus*:

Dentición superior: La foseta distolabial está presente en el los M1-M2 durante el desgaste. El I1 inicialmente si tiene esmalte en la cara lingual que con el desgaste desaparece. El I1 inicialmente tiene dos pliegues linguales de esmalte en la cara lingual. Los bordes laterales del foramen incisivo son simétricos en el borde rostral y en el distal.

Mandíbula: La altura del borde distal de la sínfisis mandibular se localiza a la altura del M1. El borde rostral y caudal de la rama mandibular de la mandíbula es convergente dorsalmente. El proceso coronoide esta reducido en longitud rostrocaudal.

Dentición inferior: La fosétida del trigónido-talónido está presente, el pliegue lingual del talónido esta normalmente ausente en el m2, el i1 es más ancho en la parte mesial que en la distal, el ratio MLD/BLW del p4 es siempre menor o igual a 1,5. Presencia de concavidad de esmalte lingual en m1 y m2 y m3.

Esqueleto poscraneal: El húmero marcadamente robusto. La cresta deltoidea se situa en el primer tercio proximal. El entepicóndilo está fuertemente desarrollado. La cresta supinadora no es oblicua al plano longitudinal. El olécranon está orientado medialmente y cranealmente. El radio aumenta en longitud fuertemente hacia el borde distal, además posee una fuerte sutura de inserción en el borde lateral para el *pronator quadratus*. Mc I recto en vista dorsal con bordes medial y lateral rostralmente convergentes. Mc II curvado medialmente, bordes medial y lateral ligeramente divergentes distalmente. Mc III recto con bordes lateral y medial ligeramente divergentes distalmente. Mc IV curvado lateralmente con bordes lateral y medial ligeramente divergentes distalmente. Metatarsos marcadamente robustos.

iv. ***Trachytherus ramirezi*** Shockey *et al.*, 2016.

Holotipo: MUSM 350.

Material referido: MUSM 961, MUSM 963, MUSM 962 y MUSM 966.

Localidad tipo: encontrado a 10-20 metros bajo la cumbre de Pan de Azúcar, en el techo de la Formación Moquegua de la localidad de Moquegua, departamento de Moquegua, Perú.

Edad: Oligoceno, edad mamífero (*SALMA*) Deseadense.

Etimología: el nombre específico de la especie *ramirezi* es un tributo al Gregorio Ramírez Andrade, por su trabajo de campo y laboratorio.

Nueva diagnosis del taxón *Trachytherus ramirezi*:

Cráneo: Sin diastema entre el I2-P1. Presencia de fosa suprameatal. El borde caudal de los nasales se sitúa a la altura rostral de la órbita. El proceso cigomático del hueso frontal se orienta laterocaudalmente. La fosa infraorbitaria es marcadamente profunda y se localiza en posición rostral. Los bordes laterales del nasal son rostralmente convergentes. Las crestas nucales están fuertemente orientadas dorsalmente. La forma del hueso lacrimal en vista dorsal es triangular.

Dentición superior: Presencia de C. El I1 tiene la cara labial con esmalte liso. El P2, P3, P4 tiene forma pseudotriangular o pseudocuadrangular. El P4 y el P3 presentan fosetas en la

matriz dentaria. Los premolares presentan esmalte en la cara labial y en el borde mesiolingual. **Los molares M2, M3 presentan foseta en la matriz dentaria.** El M1 y el M2 es más ancho que largo. El M3 es más largo que ancho. El M2 y el M3 presentan parastilo y surco del parastilo. Los bordes labiales de los molares son cóncavos. El M1 y el M2 presentan esmalte en la cara lingual y en la mesial (sin contacto entre sí). El M3 presenta esmalte en la cara labial y en la cara lingual.

***Mandíbula:* Ausencia de foramen incisivo antes del inicio de la rama mandibular (mesial al m3).**

Dentición inferior: Los incisivos i1 y i2 tienen un tamaño similar. El P3 y el P4 son cuadrangulares. El P4 presenta fosetida en la matriz, y ligeras concavidades en la cara lingual y en la cara labial. El m1 y el m2 presenta concavidad en la cara lingual, y pliegue de esmalte en la cara lingual con ángulo agudo de esmalte. El m1 y m2 carecen de concavidad en el borde lingual del talónido. El m3 presenta un talónido fuertemente alargado. El m3 presenta concavidad en el borde lingual entre trigónido y talónido, mientras que en la cara labial presenta un pliegue de esmalte bien metido en la matriz dentaria. El m3 puede presentar concavidad en el borde lingual del talónido.

B. SUBFAMILIA MESOTHERIINAE

El término que da nombre a la subfamilia es *Mesotherium* fue primeramente usado por Serres (1857) tan solo de forma genérica. En ese mismo año también de forma genérica Bravard (1857) designa ese taxón bajo el nombre *Typotherium*. No fue hasta la publicación de Serres (1867) en la que se describió formalmente este taxón con nombre específico—*Mesotherium cristatum*— y con un holotipo designado (ver Simpson, 1940), finalmente, es este el nombre que prevalece sobre *Typotherium*. A pesar de este hecho el nombre del género *Typotherium* fue empleado mayoritariamente en años sucesivos (Ameghino, F., 1887; Simpson, 1933a, b; Cattoi, 1939, 1941; Koyabu *et al.*, 2012).

Las características que definen e identifican a la subfamilia Mesotheriinae son:

El proceso palatino del foramen incisivo se encuentra hundido pero es visible, el foramen posglenoideo es rostral al proceso posglenoideo; el foramen yugular posterior es redondeado y medial a la pared posterior de la bula; el diastema superior I1-P4 está presente; el I2 está ausente; el P2 está ausente; los molares superiores son trilobulados con largo y redondeado lóbulo medial, persistentes en la trilobulación con el desgaste; el diastema i2-p4 está presente; el canino está ausente; el ratio de la longitud del paladar desde el borde distal del M3 hasta el borde rostral del maxilar / la longitud del premaxilar es menor a 3,2; los bordes ventral y dorsal del cuerpo mandibular son paralelos o pseudoparalelos; el M1 es subrectangular; el M2 es subrectangular; el M3 es subrectangular; la angulación en el borde ventrocaudal del arco cigomático está presente; y la

crista2-crochet de los M1-M3 se localiza lingualmente y forma un lóbulo independiente entre paralofo y metalofo.

Se reconocen nueve géneros en la subfamilia Mesotheriinae:

a. *Eotypotherium* Croft *et al.*, 2004.

i. *Eotypotherium chico* Croft *et al.*, 2004.

Holotipo: SGO PV 5157.

Paratipos: SGO PV 5158, SGO PV 5156. (Material relacionado: ver Croft *et al.*, 2004).

Localidad tipo: Chucal, Formación Chucal. (Miembro E3 de Charrier *et al.*, 2002); flanco este del Anticlinal de Chucal, Chile.

Edad y distribución: Formación Chucal al norte de Chile, Mioceno temprano superior, edad mamífero (*SALMA*) Santacruciense.

Etimología: del griego Ἠώς o Ἑως que significa amanecer o alba, en relación con la relativa antigüedad de esta especie de mesoterino y *typotherium* del griego antiguo τύπος (huella, marca) y θηρίον que significa bestia y es comúnmente usado en los nombres de los mesoterinos.

Nueva diagnosis del taxón *Eotypotherium chico*:

Cráneo: Fosa infraorbitaria amplia y cuya parte más profunda se localiza rostralmente en la plataforma infraorbitaria. El borde dorsal de la placa cigomática está orientado laterodorsalmente. El borde ventrorrostral del arco cigomático es romo. carece de lámina ósea. El foramen infraorbitario se sitúa a altura del M1-P4.

Dentición superior: Premolares son parastilo y surco del parastilo marcados. Molares (M1-M3) con la crista2-crochet a la misma altura labial que protolofo y metalofo. La crista2-crochet de los molares superiores presenta borde mesial y labial convergentes lingualmente. El entolofo de los molares es cóncavo labialmente, y presenta una concavidad labial. El ratio MDL /BLW del M1 es igual o menor a 1.

Dentición inferior: El m2 tiene trigónido y talónido separados por un pliegue labial que prácticamente toca la cara lingual de esmalte. El talónido del m2 carece de pliegue lingual. El m3 tiene el borde labial en general recto, mostrando una pequeña concavidad. El esmalte en el talónido del m3 parece ser continuo. El ratio del m1 es siempre menor o igual a 1. **El ratio entre MDL / BLW del m3 es normalmente mayor o igual a 3. Fosétida del entolófido está presente en el p4. El ratio entre el MLD del m3 / el talónido del m3 es mayor o igual a 1,4). La imbricación M1-M2 (anchura del parastilo del M2 hasta el borde lingual del metacono del M1/anchura labiolingual del M1 es menor o igual a 1,2.**

b. *Altitypotherium* Croft *et al.*, 2004.

i. *Altitypotherium paucidens* Croft *et al.*, 2004.

Holotipo: SGO PV 4038.

Paratipos: SGO PV 5041, SGO PV 5072. (Material relacionado: ver Croft *et al.*, 2004).

Localidad tipo: Chucal, Formación Chucal (Miembro W4 de Charrier *et al.*, 2002); flanco oeste del Anticlinal de Chucal. (Croft *et al.*, 2004).

Edad y distribución: Formación Chucal norte de Chile, Mioceno temprano superior, edad mamífero (*SALMA*) Santacruciense. (Croft *et al.*, 2004).

Etimología: *Alti*, en referencia al Altiplano, la gran meseta del norte de Chile y vecina a Bolivia y Perú, donde los especímenes referidos fueron recolectados, y *therium* en referencia al comúnmente usado en los nombres de los mesoterinos (ver más arriba); *pauci*, en latín indica poco, y *dens* para referirse a diente, para hacer referencia a la falta de P3, un rasgo diagnóstico de la especie.

Comentario: *Altitypotherium paucidens* es un mesoterino de pequeña talla, que destaca de los demás por la ausencia de P3, pero presenta un p4 en la mandíbula, lo que llevaría a pensar que podría tratarse de un ejemplar patológico, ya que las piezas superiores han de encajar con las inferiores. La ausencia de piezas dentarias (agenesia dental) se ha observado en otros ejemplares de mesoterinos (MNHN Bol 12617, *Plesiotypotherium achirensense*).

Nueva diagnosis del taxón *Altitypotherium paucidens*:

Cráneo: Bordes laterales del diastema superior son convergentes rostralmente. El foramen incisivo del premolar está hundido, y presenta una lámina en la base en el plano sagital. Los bordes laterales del foramen incisivo son simétricos lateralmente entre sí, con bordes laterales paralelos rostralmente. El borde dorsal de la placa cigomática está orientado laterodorsalmente. El lacrimal parece tener forma triangular en vista dorsal. La fosa infraorbitaria es marcada y localizada rostralmente. El borde caudal de la plataforma infraorbitaria está orientado ventrocaudalmente.

Dentición superior: El I1 tiene forma ovalada sin pliegue lingual. El esmalte del I1 en la cada labial es liso. **Carece de P3.** El P4 tiene el parastilo y el surco del parastilo marcados. Los molares (M1-M3) tienen los bordes mesial y distal de la crista2-crochet lingualmente convergentes. El borde lingual de la crista2-crochet se sitúa a la misma altura marcada por protolofo y metalofo. El borde labial de los molares es en general ligeramente cóncavo labialmente y presenta marcada concavidad en el entolofo. Los molares carecen de esmalte en la cara distal, y en la parte mesiolabial.

Mandíbula: Tiene bordes dorsal y ventral de la mandíbula ligeramente convergentes rostralmente. La parte oclusal de los incisivos se sitúa a la misma altura que la parte erupcionada de los molares. Antes del inicio de la rama mandibular (distal al m3) no aparece foramen incisivo. El borde caudal de la sínfisis mandibular está a la misma altura que el p4.

Dentición inferior: El i1 tiene forma trapezoidal en la vista oclusal. El i2 tiene forma triangular. El p4 presenta unas concavidades lingual y labial en la parte media que diferencia el lóbulo mesial del distal. El p4 no presenta esmalte en la cara distal. El m1 y m2 no presentan surco lingual ni concavidad en su talónido. El pliegue de esmalte labial entre talónido y trigónido en los molares es muy marcado y llega prácticamente a la cara lingual. El m3 presenta una ligera concavidad en el borde lingual del talónido. Ausencia de esmalte en parte lingual del talónido del m3.

ii. ***Altityotherium chucalense*** Croft *et al.*, 2004.

Holotipo: SGO PV 4100.

Paratipo: SGO PV 4181.

Localidad tipo: Chucal, Formación Chucal (Miembro W4 de Charrier *et al.*, 2002); flanco oeste del Anticlinal de Chucal. (Croft *et al.*, 2004).

Edad y distribución: Formación Chucal norte de Chile, Mioceno temprano superior, edad mamífero (SALMA) Santacruciense. (Croft *et al.*, 2004).

Etimología: *Alti*, en referencia al Altiplano, la gran meseta del norte de Chile y vecina a Bolivia y Perú, donde los especímenes referidos fueron recolectados, y *therium* en referencia al comúnmente usado en los nombres de los mesoterinos (ver más arriba); *chucalense*, en latín procedencia de Chucal.

Nueva diagnosis del taxón *Altityotherium chucalense*:

Cráneo: La bulla timpánica es fuertemente globosa en vista lateral. La cresta ectopterigoidea se orienta caudolateralmente. El borde dorsal de la placa cigomática está orientado laterodorsalmente. El foramen infraorbitario se sitúa a la altura del P4.

Dentición superior: El P3 tiene parastilo, tiene el surco del parastilo poco marcado. El P4 tiene el parastilo y el surco del parastilo marcados. Los molares (M1-M3) tienen los bordes mesial y distal de la crista2-crochet lingualmente convergentes. El borde lingual de la crista2-crochet se sitúa a la misma altura marcada por protofo y metalofo. El borde labial de los molares es en general ligeramente cóncavo labialmente y presenta marcada concavidad en el entolofo. Los molares carecen de esmalte en la cara distal, y en la parte mesiolabial. **El pliegue de esmalte lingual del metalofo del M3 esta normalmente ausente o normalmente presente.**

Mandíbula: Antes del inicio de la rama mandibular (distal al m3) no aparece foramen incisivo.

Dentición inferior: El p4 presenta bordes labial y lingual ligeramente cóncavos, y también aparece pliegue labial más marcado. El p4 no presenta esmalte en la cara distal. El m1 no presentan surco lingual ni concavidad en su talónido. **El m2 presenta un ligero pliegue lingual en el talónido.** El pliegue de esmalte labial entre talónido y trigónido en los molares es muy marcado y llega prácticamente a la cara lingual. El m3 presenta una ligera concavidad en el borde lingual del talónido.

c. ***Microtypotherium*** Villarroel, 1974b.

i. ***Microtypotherium choquecotense*** Villarroel, 1974b.

Holotipo: MNHN Bol V 11708 (=GB-002).

Material atribuido: MNHN Bol V 11709 (=GB-003; Villarroel, 1974b), MNHN Bol V 11871 (GB-0223; Villarroel 1978), MMHN Bol V 3349 (Gomes Rodrigues *et al.*, 2017b).

Localidad tipo: a tres kilómetros al norte de Choquecota y al este del camino de Choquecota-Belén, provincia Carangas, departamento de Oruro, Bolivia.

Edad y distribución: Formación Choquecota, edad Mioceno medio temprano, edad mamífero (*SALMA*) Colloncureense (Hoffstetter *et al.*, 1972), Friasiense (Villarroel, 1974b), o Friasiense o Colloncureense (Flynn *et al.*, 2005).

Etimología: del griego μικρός que significa pequeño, porque en el momento de su descripción fue considerada la especie más pequeña de la familia Mesotheriidae, τύπος (huella, marca) y *therium* del griego θηρίον que significa bestia y en referencia al comúnmente usado en los nombres de los mesoterinos.

Nueva diagnosis del taxón *Microtypotherium choquecotense*:

Cráneo: Fosa suborbitaria amplia y que ocupa gran parte de la plataforma infraorbitaria. La bulla timpánica es marcadamente globosa en vista lateral y también en vista ventral. El foramen infraorbitario se sitúa a la altura del P4-M1. El borde ventral del arco cigomático presenta angulación en el borde ventrocaudal. El borde lateral de la parte occipital del cráneo es plana o ligeramente cóncavo laterodorsalmente.

Dentición superior: El P3 y el P4 tienen parastilo y surco del parastilo marcados, con superficie oclusal sin ningún pliegue o característica destacable. Los molares (M1-M3) tienen los bordes mesial y distal de la crista2-crochet lingualmente convergentes. El borde lingual de la crista2-

crochet del M1 y M2 se sitúa a la misma altura marcada por protofo y metalfo, mientras que la crista2-crochet se localiza hacia la matriz.

Mandíbula: Antes del inicio de la rama mandibular (distal al m3) no aparece foramen incisivo.

Dentición inferior: El i1 es oval, tiene borde de la cara labial lisa. El p4 presenta unas concavidades lingual y labial en la parte media que diferencia el lóbulo mesial del distal. El p4 no presenta esmalte en la cara distal. **El m2 carece de pliegue lingual en el borde lingual del talónido. El ratio MDL/BLW del m2 es siempre menor a 1,6.** El m3 si presenta un pliegue lingual en el talónido. Los pliegues linguales de m2 y m3 que separan trigónido de talonido son marcados y llegan prácticamente hasta el borde lingual.

d. ***Eutypotherium*** Roth, 1901.

i. ***Eutypotherium lehmannitschei*** Roth, 1901.

Holotipo: MLP 12-1701.

Localidad tipo: Laguna Blanca, provincia de Chubut, Argentina.

Edad, y localidades: Mioceno medio, edad mamífero (*SALMA*) Friasiense o Colloncurensis, localidades de Río Colorado, Río Negro, y Vaca Mahuida, provincia de Río Negro; Argentina; Cerro Guenguel, provincia de Chubut, Argentina.

Etimología: prefijo εὖ eû del griego que significa bien o verdadero, τύπος (huella, marca) y *therium* del griego θηρίον que significa bestia y es usado comúnmente en los nombres de los mesoterinos.

Nueva diagnosis del taxón *Eutypotherium lehmannitschei*:

Cráneo: El borde caudal de los nasales se sitúa a la altura rostral de la órbita. El borde lateral de la diáfisis superior es paralelo o ligeramente divergente rostralmente. El borde dorsal de la plataforma infraorbitaria puede ser plana o con inclinación ventrolateral. La angulación basal del nasal se sitúa a la altura de la diáfisis. El borde caudal de la apertura rostral del nasal se sitúa a la altura del I1. El borde ventral del arco cigomático es muy irregular. El arco cigomático es más ancho en la parte ventral de la órbita que en al rostral. El ángulo del borde rostral del arco cigomático con el plano sagital puede variar de un ángulo obtuso (menor de 170°) a un ángulo recto. El lacrimal es triangular en vista dorsal. La fosa infraorbitaria ocupa la parte rostral de la plataforma infraorbitaria.

Dentición superior: El I1 tiene forma arriñonada y presenta un pliegue lingual en la cara labial. El esmalte es liso. El P3 es pseudotriangular. El P4 es pseudocuadrangular, con el borde

lingual redondeado, y presenta mayor anchura bucolingual en el borde distal. El P4 en algunos ejemplares puede ser bilobulado, con el pliegue lingual bien metido en la matriz. La forma del P4 puede variar de cuadrangular a pseudotriangular. En general suele ser un diente más ancho bucolingualmente que mesiodistalmente. Los bordes rostral y medial de la crista 2-crochet de M1 y M2 son paralelos o convergentes lingualmente, mientras que los del M3 son lingualmente convergentes. Los molares presentan el borde lateral del entolofio cóncavos lingualmente, la presencia de parastilo puede variar. Los molares en la parte del entolofio puede presentar un pliegue del parastilo muy suave. La crista 2-crochet del M1 y M2 no sobrepasa la línea lingual entre entolofio y metalofio.

Mandíbula: El borde caudal de la sínfisis se sitúa a la altura del p4. El borde ventral de la sínfisis mandibular es cóncavo ventralmente. La cresta dorsal al diastema es delgada y se ensancha tanto rostralmente como caudalmente. La mandíbula presenta distalmente al m3 una concavidad redondeada que en su parte basal tiene un foramen incisivo.

Dentición inferior: El i1 puede variar de forma oclusal pseudotrapezoidal a pseudotriangular con mayor anchura distal. Presenta esmalte en todas las caras menos en el borde mesial de la cara lingual. El borde distal del i1 puede ser plano o presentar una pequeña depresión para el i2. El i2 es pseudorredondeado, algo más alargado mesiodistalmente que bucolingualmente. El p4 tiene un marcado pliegue lingual cóncavo de esmalte. El m1 no presenta depresión lingual en la parte media del talónido. El m2 tiene una depresión en la parte media del talónido. El ratio entre longitud mesiodistal y anchura bucolingual del m2 es mayor o igual a 1,5. El m3 presenta una depresión a la altura media del talónido. El pliegue lingual del m2 es normalmente ausente, la ratio longitud mesiodistal y bucolingual es normalmente mayor o igual a 1,5.

Esqueleto poscraneal: El borde proximomedial está proyectado medialmente, por lo que tiene mayor anchura lateromedial total en el borde proximal que en el borde distal. La fíbula es aplanada lateromedialmente en su parte media. El cuboide es alargado proximodistalmente. El Mt I es extremadamente reducido en anchura. El Mc II, Mc III y Mc IV tienen los bordes laterales y mediales de la diáfisis paralelos. Las falanges primeras son muy alargadas y finas. Las falanges segundas son finas y más cortas que las primarias. Las falanges terceras o ungueales no presentan bifurcación dorsal, simplemente presentan un ensanchamiento distal.

Sinonimias propuestas para el taxón *Eutypotherium lehmannitschei*:

- a) *Typothericulus roveretoi* Kraglievich, 1930.

Holotipo: MACN A 10347a (ver Rovereto, 1914).

Localidad tipo: Río Frías, Laguna Blanca y río Fenix (ver Kraglievich), provincia de Chubut, Argentina.

Edad: Mioceno medio, edad mamífero (*SALM4*) Friasiense o Colloncureense.

Etimología: especie fue dedicada al paleontólogo Cayetano Rovereto ya que el fósil fue primeramente ilustrado por él (ver Rovereto, 1914).

Comentarios: el holotipo de esta especie MACN A 10334a, ilustrado por Rovereto (1914) como *Tachytypotherium lehmannitschei*, muestra un P4 bilobulado en la cara labial; no es el único ejemplar de la especie que muestra el P4 bilobulado (MLP 12-1734), mientras que en la mayoría de especímenes este rasgo está ausente.

Razones para considerar la sinonimia de *Eutypotherium lehmannitschei* con

***Typothericulus roveretoi*:** Las proporciones de longitud y anchura de los dientes son las mismas que las de la especie *Eu. lehmannitschei* así como la forma de los dientes por ejemplo: i1 trapezoidal, p4 con concavidad en borde lingual, y ligera o ausente en el borde labial, bordes mesial y distal de la crista2-crochet de los molares son convergentes lingualmente.

b) *Trachytypotherium vietum* Ameghino, F., 1904.

Holotipo: MACN A 10373.

Localidad tipo: Laguna Blanca, provincia de Chubut, Argentina.

Edad: Mioceno medio, edad mamífero (*SALMA*) Friasiense o Colloncurense.

Razones para considerar la sinonimia de *Eutypotherium lehmannitschei* con

***Typothericulus vietum*:** bordes mesial y distal de la crista2-crochet del m3 son convergentes lingualmente, y el borde lingual de la crista2-crochet no sobrepasa en borde lingual establecido por el protofo y metalfo.

c) *Trachytypotherium rectum* Ameghino, F., 1904.

Holotipo: se encuentra perdido

Localidad tipo: Laguna Blanca, Argentina.

Razones para considerar la sinonimia de *Eutypotherium lehmannitschei* con

***Trachytypotherium rectum*:** El holotipo aparece representado por Rovereto (1914). Las medidas indicadas por Ameghino, F. (1904) como 20 milímetros para de longitud para el molar mayor encajaría con las medidas propias de *Eu. lehmannitschei*.

d) *Eutypotherium superans* Ameghino, F., 1904.

Holotipo; MACN PV 11079.

Localidad tipo: Laguna Blanca, provincia de Chubut, Argentina.

Edad: Mioceno medio, edad mamífero (*SALMA*) Friasiense o Colloncurense.

Razones para considerar la sinonimia de *Eutypotherium lehmannitschei* con

***Eutypotherium superans*:** el ejemplar tipo de *Eu. superans* se diferencia de la especie tipo *Eu. lehmannitschei*, como ya indicó Ameghino, F. (1904), por la presencia en los dientes superiores (premolares y molares) de un parastilo y un surco del entolofio mucho menos marcados que en el holotipo de *Eu. lehmannitschei*. Pero estas características son esos caracteres ligeramente menos marcados, pero presentes en ambas especies. Las demás características son comunes como la forma ovalada del i1, que puede presentar o no pliegue lingual, y con esmalte liso en la cara labial. Los P4 son normalmente más anchos que largos. Bordes mesial y distal de la crista2-crochet de los molares son convergentes o paralelos lingualmente

e. ***Typotheriopsis*** Cabrera y Kraglievich, 1931.

i. ***Typotheriopsis chasicoensis*** Cabrera y Kraglievich, 1931.

Holotipo: MLP 12-1666.

Localidad tipo: Arroyo Chasicó, Partido de Villarino, provincia Buenos Aires, Argentina.

Edad y distribución: Mioceno tardío temprano, edad mamífero (*SALMA*) Chasicoense; Barrancas del Buen Retiro, departamento de Belgrano, provincia de San Luis, Argentina.

Etimología: del griego τύπος que significa huella, marca; *therium* del griego θηρίον que significa bestia y que hace referencia al nombre comúnmente usado en los mesoterinos y ὄψις el sufijo procede del griego indicando relación entre cosas, en este caso relacionado con otros mesoterios.

Nueva diagnosis del taxón *Typotheriopsis chasicoensis*:

Cráneo: El borde dorsal de la plataforma infraorbitaria tiene inclinación ventrolateral. El ángulo del borde rostral del arco cigomático con el plano sagital es obtuso (menor a 170°). La fosa infraorbitaria ocupa prácticamente la totalidad de la plataforma infraorbitaria. El borde lateral de la plataforma cigomática no forma una lámina diferencial del arco cigomático. La plataforma infraorbitaria es marcadamente cóncava en toda la base infraorbitaria, ocupando toda la base infraorbitaria. El lacrimal presenta forma pseudotriangular en vista dorsal. El foramen incisivo del premaxilar presenta bordes laterales divergentes rostralmente. **El borde rostral de la plataforma cigomática tiene forma de una lámina.**

Dentición superior: El I1 puede variar de forma desde una fuertemente arriñonada y que presenta pliegue lingual más cercano al borde mesial que al distal, a una forma oval, sin pliegue lingual. El esmalte de la cara mesial del I1 puede ser ligeramente estriado. El P3 y el P4 suelen ser mucho más anchos bucolingualmente que mesiodistalmente. **El P3 es subcuadrangular o subrectangular.** El P3 presenta un marcado parastilo que continua con un surco en la cara labial. El P3 carece de esmalte o se reduce fuertemente en parte del borde mesial. **El ratio MDL / BLW**

del P3 es normalmente más largo que ancho. El P4 presenta también un marcado parastilo con se identifica con un marcado surco labial. El DP4 varía inicialmente desde una forma que es trilobular y con el desgaste pasa a ser bilobulado. El P4 no presenta bilobulación. **En los molares el parastilo es evidente, pero no así su surco labial, además, el surco del parastilo está muy poco marcado.** Los bordes mesial y distal de la crista 2 crochet del M1 y M2 suelen ser paralelos, en el M3 son convergentes lingualmente. El borde labial de la crista 2 crochet del M1 y M2 se sitúa en la línea marcada por entolofo y metalofo. El entolofo de los molares superiores es cóncavo labialmente, con parastilo evidente, pero labialmente muy poco marcado, y con surco del parastilo ausente o mínimamente marcado.

Mandíbula: La cresta dorsal de la diáfisis inferior es delgada y con el borde rostral rostralmente divergente. El borde ventral de la diáfisis mandibular es recto. El borde ventral caudal de la diáfisis se sitúa a la altura del P4.

Dentición inferior: El i1 es marcadamente triangular, con mayor anchura bucolingual en el borde distal. El i1 puede presentar pliegue lingual, o una concavidad lingual. El i1 es ligeramente estriado en la cara mesial. El i2 es pseudorrectangular. El dp3 presenta superficie oclusal sin estructura diferencial. El p4 puede variar de forma entre un lóbulo mesial y distal bien marcados con concavidad labial y lingual, o un pliegue labial de esmalte bien marcado que llega hasta la matriz dentaria y con borde lingual cóncavo o recto y sin pliegue. El p4 puede tener ausencia de esmalte en la cara mesial y en la distal (MLP 76-VI-12-67). El talónido del m1, del m2 y del m3 puede presentar pliegue lingual., aunque en el caso del m2 solo aparece en ejemplares juveniles (MLP 76-VI-12-67).

Sinonimias anteriormente propuestas para el taxón *Typotheriopsis chasicoensis*:

- i. *Acrotypotherium tapiai* Rusconi, 1936, esta sinonimia fue propuesta por Francis (1965) y por Pascual (1966).

Comentario: de acuerdo con la presencia de dientes deciduales (al menos dp3) se trata probablemente de un individuo juvenil.

Sinonimias propuestas en esta tesis para el taxón *Typotheriopsis chasicoensis*:

- ii. *Typotheriopsis silveyrai* Cabrera, 1937a.

Holotipo: MLP 36-XI-10-2.

Localidad tipo: Tupungato, provincia de Mendoza, Argentina.

Edad y distribución: Plioceno.

Etimología: especie dedicada al ingeniero Ricardo Silveyra presidente del Directorio de los Yacimientos Petrolífero Fiscales.

Sinonimias anteriormente propuestas para el taxón *Typotheriopsis silveiray*:

- i. *Typotheriopsis vanhouttei* Cattoi, 1943b; sinonimia con *Typotheriopsis silveiray* propuesta por Cerdeño y Montalvo (2001).

Razones para considerar la sinonimia de *Typotheriopsis chasicoensis* y *Typotheriopsis vahouttei*: Cattoi (1943b) indica las altas similitudes de ambos taxones. Las medidas de los dientes entran dentro de la distribución normal para la especie *Typotheriopsis chasicoensis*. También coincide la disposición de la cara mesial y distal de la crista2-crochet, así como el borde lingual, que está a la altura marcada por metalofo y protofofo.

- ii. *Typotheriopsis jachalensis* Rusconi, 1947; sinonimia con *Typotheriopsis silveiray* propuesta por Cerdeño y Montalvo (2001).

Razones para considerar la sinonimia de *Typotheriopsis chasicoensis* y *Typotheriopsis jachalensis*: Las medidas de los dientes entran dentro de la distribución normal para la especie *Typotheriopsis chasicoensis*. Las medidas de los dientes entran dentro de la distribución normal para la especie *Typotheriopsis chasicoensis*. También coincide la disposición de la cara mesial y distal de la crista2-crochet, así como el borde lingual, que está a la altura marcada por metalofo y protofofo. El P4 sin bilobulacion, con presencia de parastilo y surco del parastilo. Molares con presencia de parastilo y surco del parastilo muy poco marcada sobre todo en el caso de M1y M2, y más marcado en el M3.

- ii. '*Typotheriopsis' internum* (Ameghino, F., 1891a).

Holotipo: perdido.

Localidad tipo: Corral Quemado, Catamarca, Argentina.

Edad y distribución: Plioceno, edad mamífero (*SALMA*) Chapadmalense.

Comentarios: los materiales pertenecientes a mesoterios de Catamarca están actualmente depositados en el FCNyM-UNLP y pertenecen a la colección Cabrera. Hay una serie de especímenes que provienen de Corral Quemado, Catamarca, y que fueron adscritos a esta especie, y que están depositados en el FLMNH (ver anexo 1, capítulo III. Materiales y métodos). Rovereto (1914) indica que Ameghino, F. (1889) posiblemente refirió a '*Typotherium' internum* como *Trachytypotherium*. Patterson (1937), indica que Kraglievich (1934) mencionó que posiblemente Ameghino y Rovereto estuvieran equivocados en las referencias sobre esta especie, la cual debería probablemente pertenecer al género *Typotheriopsis* o más probablemente a *Pseudotypotherium*. Patterson (1937) considera de acuerdo a la revisión de los materiales conservados en FLMNH, que de ningún modo esos restos podrían pertenecer a *Pseudotypotherium*. Además Cabrera (1939a) considera que los materiales procedentes de Catamarca serían *Typotheriodon internum*. En mi opinión y considerando las características que presentan estos materiales y los de la colección Cabrera,

depositados en el del FCNyM-UNLP y los resultados del estudio filogenético (ver capítulo X), esta especie sería tal y como consideró Kraglievich (1934) sea más similar a *Pseudotypotherium* que a *Typotheriopsis*, con la salvedad de que presenta un P4 sin bilobulación. De momento la única consideración es que no debería ser parte de los géneros a los que han sido normalmente adscritos (*Typotheriopsis* o *Pseudotypotherium*) y por lo tanto se propone que sea considerado un nuevo género; la opción más conservadora sería considerarlo como parte del género *Pseudotypotherium*, y por lo tanto agregar además para este género la posibilidad de ausencia de bilobulación del P4 tan solo en el caso de este taxón.

Nueva diagnosis de la especie “*Typotheriopsis*” *internum*:

Cráneo: El borde ventrorostral del arco cigomático presenta un borde destacado como una lámina. La bulla timpánica es globosa en vista lateral y está orientada ventrorostralmente presentando una punta aguda. En vista ventral la bulla también aparece globosa. El borde laterodorsal por encima del meato acústico externo es ligeramente cóncavo. Las crestas nucas están fuertemente orientadas dorsalmente. El proceso cigomático del hueso frontal es ligeramente cóncavo dorsalmente. La fosa infraorbitaria es marcada y localizada rostralmente. El borde caudal del nasal se localiza a la altura media de las órbitas. **La forma dorsal del hueso lacrimal es cuadrangular. El borde rostral del arco cigomático con el borde lateral del nasal forma prácticamente un ángulo recto. El borde ventral del arco cigomático es marcadamente cóncavo ventralmente. En vista rostral el borde ventral del arco cigomático se orienta lateralmente. Los bordes caudoventral y dorsorostral del arco cigomático caudalmente a la órbita son paralelos entre sí. La fosa infraorbitaria se sitúa a la altura del M1.**

Dentición superior: I1 con forma arriñonada, y con presencia de marcado pliegue lingual. La cara labial del I1 está ligeramente estriada. El P3 y el P4 es más ancho que largo. El P3 y el P4 presenta parastilo y surco del parastilo. Los molares tienen parastilo marcado y ligero surco del parastilo. El M1-M3 tiene entolofo ligeramente cóncavo labialmente. La crista2-crochet de M1 y M2 tienen borde mesial y distal paralelos. El borde lingual de la crista2-crochet del M1 y M2 está a la altura lingual marcada por metalofo y protolofo. El M1 presenta un trigónido fuertemente acortado mesiodistalmente. El M1 y M2 carece de esmalte en la cara distal y en el borde mesiolateral. El M3 tiene borde mesial y distal de la crista2-crochet lingualmente convergentes. El M3 presenta concavidad en el entolofo. El M3 carece de esmalte en la cara mesiolateral y borde distal. El metalofo del M3 presenta un borde plano en la cara lingual.

Mandíbula: El borde rostral antes del inicio de la rama mandibular (distal al m3) presenta una marcada concavidad ósea. El proceso coronoide está ligeramente orientado medialmente. El borde caudal de la rama mandibular es cóncavo caudalmente. El borde ventral de la sínfisis

mandibular es recto. El diastema inferior muestra una cresta dorsal delgada que presenta convexidad lateral. El borde caudal de la sínfisis mandibular está a la altura del p4.

Dentición inferior: El i1 presenta forma triangular con el borde distal más ancho que el mesial. El i1 presenta un pliegue lingual que en algunos ejemplares es marcado y en otro ligero. El i1 presenta una ligera concavidad distal en la que encaja el i2. El i2 es cuadrangular. El p4 tiene de forma general borde labial y lingual convergentes mesialmente. El p4 presenta una forma aguda muy acusada en el borde mesial. El borde labial del p4 presenta un pliegue labial con un ángulo agudo de esmalte, mientras que en la cara lingual es cóncavo. Los molares (m1-m3) presentan el borde labial de esmalte entre talónido y trigónido fuertemente interiorizado en la matriz dentaria. El m1 y m2 pueden presentar concavidades del talónido en la cara lingual marcados y estrechos; en el m3 esta concavidad es ligera, pero de mayor longitud.

f. ***Caragatypotherium*** Flynn *et al.*, 2005.

- ***Caragatypotherium munozi*** Flynn *et al.*, 2005.

Holotipo: SGO PV 22550 (= Ex. SGO PV 4004). (Material referido MLP 86-VII-10-1, y SGO Pv 4056).

Localidad tipo: Caragua, zona inferior de la Formación Huaylas, precordillera del norte de Chile.

Edad y distribución: Mioceno medio (Bargo y Reguero, 1989) o Mioceno medio a superior edad mamífero (*SALMA*) Huayqueriense o postfriasense (Flynn *et al.*, 2005).

Etimología: *Caragua* hace mención al área en la cual se encontró el espécimen tipo, *Typo* del griego τύπος que significa huella, marca; y *therium* del griego θηρίον que significa bestia y que hace referencia al nombre comúnmente usado en los mesoterinos.

Nueva diagnosis de la especie *Caragatypotherium munozi*:

Cráneo: El borde caudal de la cavidad rostral del premaxilar se sitúa a la altura oclusal del I1. El borde ventral de la sutura ventral del nasal con el maxilar se sitúa a la altura del P4. El borde rostral del arco cigomático presenta una protrusión ventro-rostral. La fosa infraorbitaria es marcada y cuya mayor profundidad está localizada rostralmente, la fosa infraorbitaria ocupa prácticamente toda la plataforma infraorbitaria. El proceso cigomático del hueso frontal es cóncavo dorsalmente. **El foramen incisivo es profundo y marcado, en apariencia es tan solo uno.** Los bordes laterales del foramen incisivo son paralelos rostralmente. El borde rostroventral del arco cigomático presenta una lámina ósea. En vista rostral el borde dorsal de la placa cigomática se orienta laterodorsalmente. El borde caudal de la plataforma infraorbitaria carece de inclinación en el eje longitudinal.

Dentición superior: El I1 tiene forma ovalada, con borde distal agudo. El borde lingual del I1 es ligeramente cóncavo. El I1 presenta pliegue lingual en la cara lingual. El P3 es pseudotriangular o pseudocuadrangular. El P3 y el P4 tienen marcados parastilo y surco del parastilo, **además presenta una concavidad en el entolofo**. El P4 es bilobulado, con el pliegue lingual de esmalte bien metido en la matriz dentaria. Los molares presentan parastilo, surco del parastilo además de otra concavidad en el entolofo. La crista2-crochet de los molares tiene bordes mesial y distal lingualmente convergentes. En el M1 y M2 de la crista2- crochet se sitúan a la altura establecida por el protolofo y metalofo. En el caso del M3 el borde mesial de la crista2-crochet es más largo que el distal. El borde lingual de la crista2-crochet no sobrepasa el borde lingual marcado por metastilo y parastilo.

Mandíbula: El borde ventral de la sínfisis mandibular es ligeramente cóncavo ventralmente. La sínfisis mandibular presenta dorsalmente una aguda cresta dorsal con el borde lateral cóncavo. Los bordes laterales rostralmente al p4 tiene bordes laterales ligeramente convergentes rostralmente. El borde rostral antes del inicio de la rama mandibular (distal al m3) presenta una marcada concavidad ósea

Dentición inferior: El i1 es de forma triangular con mayor anchura en el borde distal. El i1 carece de pliegue en el borde lingual. El i1 presenta el esmalte liso en la cara labial. El i2 es redondeado oclusalmente. El p4 tiene de forma general borde labial y lingual convergentes mesialmente. El p4 presenta una forma aguda muy acusada en el borde mesial. El borde labial del p4 presenta un pliegue labial con un ángulo agudo de esmalte, mientras que en la cara lingual es cóncavo. Los molares (m1-m3) presentan el borde labial de esmalte entre talónido y trigónido fuertemente interiorizado en la matriz dentaria. El m1 y m2 pueden presentar concavidades del talónido en la cara lingual marcados y estrechos; en el m3 está concavidad más marcada y aguda, aunque puede no estar presente.

Esqueleto poscranial: El Mc IV y III es recta en vista dorsal, con bordes lateral y medial paralelos entre sí. El Mc II se encuentra ligeramente curvado medialmente, y presenta bordes lateral y medial paralelos entre sí. La cresta supracondilar del húmero se orienta oblicua respecto al plano distoproximal. El olécranon de la ulna presenta el borde craneal desplazado cranealmente, y el distal desplazado distalmente; además, el olécranon está orientado medialemente.

g. *Plesiotypotherium* Villarroel, 1974a.

La especie tipo del género fue descrita por Villarroel (1974a). Otras especies descubiertas en Bolivia han sido descritas como pertenecientes a este mismo género, como por ejemplo *Plesiotypotherium minus* Villarroel (1978). Townsend y Croft (2010), quienes realizaron una revisión del

material procedente del yacimiento de Cerdas, ponen en duda la adscripción genérica. Oiso (1991) quien estudió el material de mesoterios procedente del yacimiento de Nazareno, también adscribió esos especímenes a este género, pero sin indicar especie alguna (*Plesiotypotherium*. sp) esta adscripción parece ser también propia de otro género (ver capítulo X) por lo que se debería poner en duda esta atribución genérica. Armella *et al.* (2018) identifican la presencia de la especie *Plesiotypotherium* aff. *P. achirens* fuera de Bolivia, y en sedimentos del Mioceno superior de Catamarca, Argentina.

a. *Plesiotypotherium achirens* Villarroel, 1974a.

Holotipo: MNHN.FACH 26.

Paratipos: MNHN.FACH 18, 19, 21, 23, 24, 25 y 40.

Localidad tipo: Cerro Balcunani situado a 3-4 kilómetros al oeste del pueblo de Achiri, provincia de Pacajes, departamento de La Paz, Bolivia.

Edad y distribución: según las últimas dataciones en Biotita-Feldespatos realizadas en el cerro Hanko Hake (Philippe Münch, *comm. pers.*, 2018), la edad absoluta del yacimiento sería de $10,73 \pm 0,16$ Ma. Posiblemente la edad del Cerro Balcunani donde se encontró el espécimen tipo de esta especie, podría ser más moderna (ver capítulo IV. Marco geológico y paleobiogeográfico). Esta misma especie se encuentra también en el yacimiento de Pomata-Ayte. Esta especie está presente en las edades mamífero (*SALMAS*) Mayoense, Chasicoense y Huayqueriense.

Etimología: πλησίος es un prefijo de origen griego que significa próximo, vecino, por referencia a *Mesotherium* o *Typotherium*, tipo del griego τύπος que significa huella, marca, y *therium* del griego θηρίον que significa bestia, y que tiene relación con el nombre normalmente usado en mesoterinos; *achirens* hace mención al área en la cual se encontró esta especie.

Nueva diagnosis del taxón *Plesiotypotherium achirens*:

Cráneo: El borde dorsal de la plataforma infraorbitaria tiene inclinación ventrolateral. El diastema superior presenta una menor anchura mesialmente al P4. **Los bordes laterales del premaxilar en su borde lateroventral presentan una ligera concavidad.** El borde caudal del foramen incisivo está alejado de la sutura maxilopremaxilar. **El foramen incisivo tiene una forma acorazonada, con bordes laterales rostralmente divergentes.** El arco cigomático presenta un marcado borde ventrodistal. El borde caudal del nasal se sitúa a la altura medial o caudal de la órbita. Los lacrimales son triangulares en vista dorsal. El borde caudal de la cavidad rostral del nasal se sitúa a la altura de los I1. La angulación ventral del nasal se sitúa a la altura del P4 o mesial a este en el diastema. La fosa infraorbitaria es marcada y se sitúa en la zona rostrolateral de la plataforma infraorbitaria. El borde dorsal del proceso cigomático del frontal es ligeramente cóncavo dorsalmente o plano. El borde caudolateral del proceso cigomático del frontal es romo y subcuadrangular. **El arco cigomático presenta desplazamiento caudoventral del arco**

cigomático, con una marcada angulación en la parte caudoventral El borde ventral de la placa cigomática está orientado lateralmente. La bula timpánica es globosa lateralmente y además está proyectada ventrorostralmente. En vista ventral, la bula timpánica se muestra poco globosa y se orienta rostromedialmente. Puede presentar una sutura abierta del maxilar y yugal en el borde lateral del arco cigomático.

Dentición superior: El I1 varía de una forma oval (sin pliegue lingual) en ejemplares más jóvenes, a una forma arriñonada con concavidad labial. El P3 y el P4 tienen forma pseudotriangular, sin estructura oclusal diferencial. Los M1 y M2 presentan parastilo marcado, pero no así el surco labial, mientras que el surco labial del entolofo es marcado. El borde mesial y distal de crista 2 *crochet* tienen bordes divergentes lingualmente, el borde lingual de ambos se sitúa a la altura que marca entolofo y el metalofo. El M3 presenta parastilo, pero no el surco labial del mismo. Aunque, si aparece surcolabial del entolofo en el M3.

Mandíbula: La cresta dorsal del diastema es delgada y presenta concavidad lateral, además el borde caudal se encuentra ensanchada. El borde ventral del diastema es ligeramente cóncavo dorsalmente. El borde caudal de la mandíbula es cóncavo rostralmente. Distalmente al me aparece una concavidad marcada en cuyo borde ventral presenta un foramen incisivo redondeado. El proceso coronoide se encuentra ligeramente plegado medialmente. El foramen mandibular en la cara medial de la rama mandibular es alargado ventrodorsalmente.

Dentición inferior: El i1 es triangular con mayor anchura bucolingual en el borde distal que en el distal. El esmalte se distribuye por todo el contorno excepto en la parte mesial de la cara lingual. La cara mesial de esmalte del i1 tiene el esmalte liso. El borde distal del i1 puede presentar una ligera concavidad en la que el i2 se apoya. El i2 es pseudorrectangular más largo mesiodistalmente que bucolingualmente. El i2 carece de esmalte en el borde lingual y labial. El p4 es triangular, con borde mesial agudo. El p4 presenta bilobulación de esmalte labial bien dentro de la matriz dentaria, el esmalte en la cara lingual se identifica por una pequeña concavidad lingual. Tanto el p4 como los molares superiores tienen un gran grosor de esmalte. El m1 presenta una marcada separación de trigonido y talónido por una fuerte inclusión labial de esmalte que se orienta distolingualmente y bien metida en la matriz. El m1 no tiene pliegue lingual de esmalte en el borde lingual del talónido. El ratio de MDL/BLW del m1 es normalmente menor o igual a 1,6. El m3 puede presentar pliegue lingual de esmalte en el borde lingual del talónido; como excepción en algunos ejemplares no se muestra continuidad de esmalte en esta parte.

Esqueleto poscraneal: La escápula tiene forma rectangular. La fosa supraespinosa es cuadrangular, mientras que la fosa infraespinosa es triangular. La fosa supraescapular ocupa mayor área. El húmero tiene una cresta deltoidea que se sitúa en la primera mitad proximal. El epicóndilo medial es masivo y está orientado proximodistalmente. Proximalmente al capítulo se sitúa el

foramen supratroclear que es redondeado y abierto. El borde lateral de la cresta supracondilar es oblicuo.

Sinonimia propuesta para el taxón *Plesiotypotherium achirens*:

- i. *Plesiotypotherium majus* Villarroel, 1974a.

Holotipo: MNHN.FACH 27.

Paratipos: MNHN.FACH 38 y 38bis.

Localidad tipo: pueblo de Achiri, a 8 km al sureste entre los cerros Pirapi Chico y Pirapi Grande, provincia de Pacajes, departamento de La Paz, Bolivia.

Edad y distribución: ver capítulo IV. Marco geológico y geográfico.

Etimología: *majus* hace mención a ser más robusto y más grande que la especie tipo del género *Plesiotypotherium achirens*.

Comentarios: es evidente la variación de tamaño existente entre los holotipos de ambas especies, pero una vez analizada la amplia muestra de material depositado en el MNHN Bol y en el MNHN, no existe diferencia morfológica que permita sustentar esta segunda especie.

Razones para considerar la sinonimia de *Plesiotypotherium achirens* con

***Plesiotypotherium majus*:** Todas las características craneanas y dentarias superiores están presentes en *Pl. achirens*. Estas son las características que comparten: El borde ventrocaudal del arco cigomático, concavidad ventrolateral en el premaxilar. La forma del foramen incisivo con bordes laterales rostralmente divergentes. El foramen infraorbitario se sitúa a la altura del M1. El borde caudal de la concavidad rostral del premaxilar se sitúa a la altura oclusal del I1. Los premolares presentan parastilo, surco del parastilo y otra concavidad en el entolofo. El I1 es oval en vista oclusal. El borde labial del entolofo de los molares son concavos lingualmente. El M1 y el M2 tienen bordes mesial y distal de la crista2-crochet paralelos lingualmente, además, el borde lingual de la crista2-crochet se sitúa a la misma altura que el borde lingual marcado por entolofo y metalofo. Fosa infraorbitaria amplia cuya mayor profundidad se localiza en posición rostral.

- b. *'Plesiotypotherium' minus* Villarroel, 1978.

Holotipo: perdido GB-226.

Material relacionado: MNHN Bol V 3382, MNHN Bol V 3380 (Villarroel 1978; ver Saint André 1994).

Localidad tipo: estación Cerdas, provincia Nor Chichas, departamento de Potosí, Bolivia.

Edad y distribución: encontrada a mitad de camino en la carretera ubicada entre las estaciones de Cerdas y Atocha, Estratos de Cerdas, miembro inferior de la Formación Quehua (Velasco *et al.*, 1966); Mioceno superior (Villarroel, 1978).

Etimología: *minus* hace mención a ser más pequeña que la especie tipo del género (*Pl. achirensis*).

Comentarios: en la descripción origina además de indicarse la diferencia de tamaño como intermedia a *Plesiotypotherium achirensis* y *Microtypotherium choquecotense* se menciona que el i1 es de forma ovalada. Por otro lado, la revisión realizada por Townsend y Croft (2010) sobre nuevo material procedente del yacimiento de Cerdas, próximo a la localidad tipo, indica que posiblemente no pertenece al género *Plesiotypotherium*, pero identifican nuevo material mandibular con forma del i1 pseudocuadrangular que por lo tanto no coincide con una característica de la especie que es el i1 ovalado, por lo que quizás se trate de otra especie. Por este motivo en el análisis filogenético en el capítulo X, tan solo se ha considerado el holotipo de la especie, y no más material. Sin duda esto necesita de una revisión en un futuro. Sin lugar a dudas se necesita una nueva revisión y nuevo material de comparación del taxón *Mi. choquecotense* que es poco conocido, pero con el que parece que hay algunas similitudes según la descripción original.

Nueva diagnosis del taxón '*Plesiotypotherium*' *minus*: La principal diagnosis del taxón basado en el holotipo que se trata de una mandíbula es que **el i1 es de forma oval**, además de que tiene **una talla intermedia entre *Pl. achirensis* y *Mi. choquecotense*. Hay un pequeño foramen distal al m3 antes del inicio de la rama mandibular**. Las relaciones de anchura y longitud de los molares inferiores, y además la forma de los lóbulos se asemejan a las de *Pl. achirensis*.

c. *Plesiotypotherium casirensis* Cerdeño *et al.*, 2012.

Holotipo: MNHN Bol V 3724. (Material referido: MNHN Bol V 12275 [=GB-KKL 740]).

Localidad tipo: Casira (Kasira), provincia de Modesto Omiste, departamento de Potosí, Bolivia.

Edad y distribución: Formación Casira, Mioceno superior (Cerdeño *et al.*, 2012).

Etimología: *Casirensis* hace referencia a la localidad donde fue encontrado el holotipo.

Nueva diagnosis del taxón *Plesiotypotherium casirensis*:

Cráneo: Los bordes laterales de los nasales son ligeramente cóncavos lateralmente. El borde caudal de los nasales se sitúa a la altura media de la órbita. El lacrimal en vista dorsal tiene forma pseudocuadrangular. **El borde rostral del arco cigomático tiene un ángulo recto con el borde laterodorsal del maxilar**. El borde caudal de la concavidad del premaxilar se sitúa a la altura oclusal del I1. **El borde ventral del nasal con premaxilar y maxilar se sitúa a la altura del premaxilar y por lo tanto en el diastema**. El borde ventral del arco cigomático ventral a la órbita es muy ancho. **El arco cigomático presenta desplazamiento caudoventral del arco**

cigomático, con una marcada angulación en la parte caudoventral. El foramen infraorbitario se sitúa a la altura del P4 y M1. **En vista lateral la bula timpánica aparece plana, con marcada angulación rostroventral. El foramen incisivo del premaxilar es muy reducido en anchura** (el ratio de la anchura del foramen incisivo / anchura del premaxilar es mayor a 0,25). **En el borde caudal del paladar presenta una cavidad orientada rostralmente** (coana). Las crestas ectopterigoideas están fuertemente orientadas laterocaudalmente, además están reducidas en anchura.

Dientes superiores: El I1 tiene forma oval con pliegues linguales (o uno o dos). El P3 tiene parastilo, surco del parastilo y otra concavidad en el entolofo. El P3 tiene esmalte en la cara labial y en la cara mesiolingual. El P4 tiene parastilo y surco del parastilo, sin esmalte en el borde distal. Los molares tienen marcado parastilo, surco del parastilo y concavidad en el entolofo. **La distribución del esmalte en los molares se encuentra en todo el perímetro salvo en la cara distal, en el caso de la cara mesial es fuertemente reducido en anchura.** El borde mesial y distal de la crista2-crochet son paralelos lingualmente. El metastilo del M1 y M2 son amplios. El borde lingual de la crista2-crochet del M1 y M2 está a la altura lingual marcada por protofofo y metalofo. El M3 tiene borde mesial y distal de la crista2-crochet convergentes lingualmente. La cresta dorsal del diastema i2-p4 es recta. El borde lingual del M3 se localiza a la altura de la matriz dentaria, pero si está abierta en el borde lingual, no está cerrada por metalofo y protofofo.

Mandíbula: El borde ventral de la sínfisis mandibular se es ligeramente cóncava ventralmente. **La cresta dorsal del diastema i2-p4 es recta. Ambas crestas dorsales del diastema son divergentes rostralmente. Las crestas dorsales del diastema tienen el borde distal (mesial al p4) ensanchado.** El borde caudal de la sínfisis mandibular se sitúa a la altura de l p4. El inicio rostral de la rama mandibular (distal al m3) presenta una marcada concavidad, pero no hay presencia de foramen incisivo en su base.

Dientes inferiores: El i1 es triangular con mayor anchura buco lingual en el borde distal. El i1 presenta surco lingual. El i2 es rectangular, y está fuertemente alargado mesiodistalmente. El p4 tiene borde cóncavo lingual, y labialmente presenta pliegue de esmalte agudo. Los molares presentan marcado pliegue lingual entre trigónido y talónido, los tres molares presentan concavidad en la parte lingual del talónido. **El esmalte está ausente en el borde en la cara distal del talónido del p4. El ratio MDL/BLW del p4 está entre 1,33-1,46.**

Esqueleto poscranial: Húmero muy robusto, la cresta deltoidea se orienta más lateralmente que en los demás taxones. Dorsalmente al capitulum aparece una fosa radialis cerrada. La ulna es muy robusta, al igual que el radio. El semilunar es marcadamente rectangular en vista dorsal, con mayor anchura lateromedial. El piramidal es mucho más robusto que en otros taxones. El pisiforme es robusto y es recto. El Mc I tiene bordes lateral y medial convergentes distalmente. El Mc II esta curvado medialmente con bordes

lateral y medial ligeramente divergentes. Los Mc III, Mc IV y Mc V son rectos con bordes lateral y medial distalmente divergentes. El calcáneo es mucho más robusto que en ningún otro taxón. El Mt II, Mt III es recto y tiene bordes lateral y medial distalmente divergentes.

h. *Pseudotypotherium* Ameghino, F., 1904.

El problema principal es que la especie tipo del género está basada en de un ejemplar juvenil (presencia de dp3 derecho), clasificado como *Pseudotypotherium pulchrum* Ameghino, F., 1904 (holotipo, MACN A 10299). Este fósil que se identifica como la especie tipo del género proviene del yacimiento de Monte Hermoso. La primera especie de mesoterio descrita en Monte Hermoso es *Mesotherium* (= *Typotherium*) *maendrum* Ameghino, F., 1887a. En mi opinión y debido a sus características, la especie *Pseudotypotherium pulchrum* correspondería a un espécimen juvenil de *Ps. maendrum* y por lo tanto, según el código de nomenclatura zoológica, *Mesotherium maendrum* pasaría a ser la especie tipo del género *Pseudotypotherium*, y pasar a denominarse como *Pseudotypotherium maendrum*. Después de la identificación original realizada por Ameghino, F. (1887a), el mismo autor Ameghino, F. (1889) indica que *Mesotherium maendrum* además de estar presente en Monte Hermoso también se encuentra en los yacimientos de las Toscas del Río de La Plata, Buenos Aires, Argentina. Finalmente, Ameghino, F. (1891) se retracta e indica la presencia exclusiva de este último taxón en el yacimiento de Monte Hermoso y lo ilustra adecuadamente. Años después, Cabrera (1937a) indica lo siguiente:

- Probablemente la descripción original de Ameghino, F. (1887a) se basa en una mandíbula presente en el Museo de La Plata y proveniente de las Toscas del Río de La Plata, y más concretamente el espécimen MLP-12-1993.
- Sin ningún tipo de duda el material originalmente descrito se encuentra en el Museo de La Plata y no en el Museo Argentino de Ciencias Naturales; algo que ya indica Ameghino, F. (1887a) en su descripción original.
- Cabrera (1937a) indica además que el material que llevó a la descripción original de Ameghino sobre material de Monte Hermoso, y recolectado por su hermano C. Ameghino en el año 1887, provendría de Las Toscas del Río de La Plata y no del yacimiento de Monte Hermoso tal y como indica F. Ameghino en la descripción original, por lo que la observación de Cabrera (1937a) contradice la publicación original (Ameghino, F., 1887a). Por lo tanto, según Cabrera (1937) esta especie debería ser *Mesotherium maendrum* y no *Pseudotypotherium maendrum*.

En este mismo sentido, Mercerat (1891) niega la validez de *Mesotherium maendrum*, ya que según él la descripción original se basa en ejemplares jóvenes de *Mesotherium* (= *Typotherium*) *cristatum*

alojados en el Museo de La Plata. Pero según las reglas de la nomenclatura zoológica no hay restricción a la hora de identificar una especie con un espécimen subadulto. Además, Cabrera (1939a) propone el género *Typotheridion* para identificar lo que él considera ser el verdadero material descrito por Ameghino (1887a), por lo que quedaría identificado como *Typotheridium maendrum* y provendría de las Toscas del Río de La Plata.

En este sentido y para afianzar la diagnosis de *Pseudotypotherium maendrum* Ameghino, F., 1887a, y según la revisión bibliográfica y de los ejemplares alojados en el MACN y en FCN y M indico lo siguiente:

- La descripción original (Ameghino, F., 1887a) se realizó sin lugar a dudas con material exclusivamente proveniente del yacimiento de Monte Hermoso y localizado en el Museo de La Plata. Ameghino, F. (1887a) indica diferencias en el esmalte de los incisivos superiores e inferiores de *Pseudotypotherium maendrum* y de *Mesotherium cristatum*. Efectivamente en *Ps. maendrum* el esmalte es liso, aunque también puede ser estriado, mientras que en *M. cristatum* es marcadamente estriado exclusivamente. Además, Ameghino, F. (1887a) indica que la cara anterior (mesial) de los incisivos superiores (I1) es cóncava mientras que la cara posterior (distal) es convexo y con los i2 muy apretados a esta cara. Esta última característica es propia de *Pseudotypotherium* y no de *Mesotherium*, cuyo borde distal del i1 es siempre cóncavo.
- Es cierto que Ameghino (1889) indica la presencia de *Pseudotypotherium maendrum* en las Toscas del Río de La Plata, pero se retracta de tal afirmación posteriormente (Ameghino, F., 1891,) indicando su presencia exclusiva en el “horizonte” de Monte Hermoso. Independientemente de este hecho prevalecería la descripción original del fósil (Ameghino, F., 1887a), en la que indica la presencia exclusiva en el yacimiento de Monte Hermoso.
- Es muy probable que la descripción original de *Pseudotypotherium maendrum* realizada por Ameghino, F. (1887a) esté basada en un fragmento de mandíbula sin m3, tal como indica Cabrera (1937b) debido a la ausencia de medidas de ese diente, pero sí de m1 y m2. A pesar de que sí indica la longitud total de la serie molar inferior.
- Sin lugar a dudas, hay diferencia taxonómica entre la especie proveniente de Monte Hermoso y atribuida a *Pseudotypotherium maendrum* (= *Typotherium maendrum*), y la especie de Las Toscas del Río de La Plata y que sería el verdadero *Mesotherium cristatum* Serres, 1867 (ver Simpson, 1940). Además, Ameghino, F. (1889) figura una imagen de la que sería la mandíbula del verdadero *maendrum*, que lo diferencia de *Mesotherium cristatum*.
- La especie tipo del género *Pseudotypotherium* está basada en un espécimen juvenil (MACN PV 10299) descrita originalmente como *Pseudotypotherium pulchrum* Ameghino, F., 1904, cuyas características permiten pensar que se trata de un juvenil de *Pseudotypotherium maendrum* (borde

distal del i1 en donde se aloja el i2, o pliegue lingual característico en la parte medial del i1). En este sentido, prevalecería el nombre genérico de *Pseudotypotherium* en lugar de *Mesotherium* (= *Typotherium*), y el nombre de la especie *maendrum* sobre la de *pulchrum*; por lo cual este taxón pasaría a denominarse *Pseudotypotherium maendrum*.

- Las medidas originales indicadas para el taxón *Pseudotypotherium maendrum* (= *Typotherium maendrum*) en los dos trabajos de Ameghino F. (1887a y 1889) son las mismas, La comparación de estas medidas son similares a los restos fósiles que provienen únicamente de Monte Hermoso.
- Rovereto (1914), Patterson (1934a, 1934c), y Francis (1965) indican la presencia del género *Pseudotypotherium* en el yacimiento de Monte Hermoso. Ameghino, C. (1918) cree reconocer un nuevo género al que denomina como *Typotheriodon*, cuya especie tipo del género sería el original *maendrum*. Patterson (1952) y Francis (1960) proponen la sinonimia de *Typotheriodon* con la de *Pseudotypotherium*.

Existe otro conflicto sobre las especies de mesoterinos que aparecen en los yacimientos de Adolfo Alsina, provincia de Buenos Aires, y que fueron primeramente descritas por Cabrera (1939b) (*Ps. carbuense* [MLP 37-III-7-1, holotipo], *Typotheriodon grandis* [MLP III-7-9, holotipo; MLP 37-III-7-11, paratipo]; *Typotheriopsis minimus* [MLP 37-III-7-3, holotipo]). Francis (1965) propone la sinonimia de las tres especies como *Ps. carbuense*, e incluso indica que los holotipos de *Ps. carbuense* y *Ty. minimus* pertenecen al mismo individuo. Las sinonimias propuestas, Cerdeño y Montalvo (2001) son las de *Ps. carbuense* y *Ps. subinsigne*, prevaleciendo el nombre de la última. Según mi opinión y el material tipo observado, muy posiblemente los restos pertenecerían al género *Pseudotypotherium*, pero por la mala preservación de los materiales observados y por las diferencias de tamaño entre ambos holotipos no consigo determinar la especie a la que pertenecen.

i. ***Pseudotypotherium maendrum*** (Ameghino, F., 1887a).

Holotipo: perdido.

Localidad tipo: Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Edad y distribución: edad mamífero (*SALMA*) Montehermosense, Plioceno inferior.

Comentarios: esta especie es exclusiva del yacimiento de Monte Hermoso. Cattoi (1943a) indicó las diferencias existentes entre el género *Typotheriodon* —que sería *Pseudotypotherium* proveniente de Monte Hermoso— y *Typotherium* —que sería *Mesotherium* proveniente del Ensenadense—.

Nueva diagnosis del taxón *Pseudotypotherium maendrum*:

Cráneo: Los bordes laterales de los nasales son ligeramente cóncavos lateralmente. El borde caudal de los nasales se sitúa a la altura rostral de la órbita. El lacrimal en vista dorsal tiene

forma pseudocuadrangular y puede variar a pseudotriangular (con bordes rostral y distal convergentes lateralmente. El borde rostral del arco cigomático tiene un ángulo recto con el borde laterodorsal del maxilar. El borde caudal de la concavidad del premaxilar se sitúa a la altura oclusal del I1. El borde ventral del nasal con premaxilar y maxilar se sitúa a la altura del premaxilar y por lo tanto en el diastema. El arco cigomático es marcadamente cóncavo en todo el borde ventral y puede presentar angulación caudoventral pero no desplazamiento caudal del arco cigomático. El foramen infraorbitario se sitúa a la altura del P4 y M1. El borde ventrorrostral del arco cigomático presenta una lámina ósea. **El borde lateroventral del arco cigomático se orienta lateralmente.** El proceso cigomático del hueso frontal se orienta laterocaudalmente, y tiene un borde agudo orientado lateralmente. La mayor depresión de la fosa infraorbitaria puede localizarse mayoritariamente en la zona rostral infraorbitaria o también lateralmente junto al arco cigomático. **En vista lateral y ventral la bula timpánica plana o muy poco globosa. El borde laterodorsal encima del meato acústico externo es ligeramente cóncavo o plano.** Las crestas nucas están fuertemente orientadas dorsalmente. **El foramen incisivo del premaxilar tiene forma acorazonada, con bordes laterales rostralmente divergentes. La parte caudal del foramen incisivo es la más profunda y se normalmente se localiza en el plano sagital entre la sutura del premaxilar y el maxilar, aunque puede que se encuentre tan solo en él premaxilar. Los bordes laterales del premaxilar son paralelos entre sí o ligeramente divergentes rostralmente. La parte rostral del premaxilar, mesialmente al P3, presenta una menor anchura que los bordes laterales del premaxilar, este carácter puede variar y ser menos acentuado.** Las crestas ectopterigoideas están fuertemente orientadas laterocaudalmente, además están reducidas en anchura.

Dentición superior: El I1 presenta una forma arrañonada y pliegue en el borde lingual. El i1 presenta ausencia de esmalte en el borde mesial y en el distal. **El i1 presenta esmalte liso o estriado en la cara labial. El P3 tiene forma pseudotriangular con mayor anchura en el borde distal. El P3 tiene parastilo y pliegue del parastilo marcados, en la cara lingual puede presentar una concavidad y en algunos ejemplares algún pliegue de esmalte, ligeramente integrado en la matriz dentaria. El P4 es bilobulado con pliegue lingual de esmalte bien integrado en la matriz dentaria, algunos ejemplares pueden presentar forma de “Y”.** Los bordes mesial y distal de la crista2-crochet del M1 y M2 varía entre ser paralelos o divergentes lingualmente. El borde lingual de la crista2-crochet de M1 y M2 puede variar entre localizarse a la misma altura lingual marcada por metalof y protolof o también puede estar más expuesta lingualmente. El M3 presenta bordes mesial y distal de la crista2-crochet paralelos o también convergentes lingualmente. El borde lingual de la crista2-crochet en el M3 siempre está localizado medialmente al borde establecido por metalof y protolof. El borde del entolof del M1 -M3 es ligeramente cóncavo lingualmente, algunos ejemplares muestran borde del entolof del M2 plano y

el del M3 plano o incluso ligeramente cóncavo labialmente. Los molares superiores tienen parastilo, surco del parastilo y una concavidad adicional en el entolofio. El M3 muestra un marcado metastilo.

Mandíbula: Los bordes laterales de la sínfisis mandibular son paralelos rostralmente. En los bordes laterales puede aparecer una concavidad lateral a la altura del i2. El borde caudal de la sínfisis mandibular se sitúa a la altura del p4. La cresta dorsal del diastema puede ser delgada, con bordes laterales rostralmente divergentes, el borde rostral de la cresta puede estar ensanchado. El borde ventral de la sínfisis mandibular es ligeramente cóncavo ventralmente. El borde rostral (distal al m3) de la rama mandibular presenta una marcada concavidad ósea, y en su base presenta un foramen incisivo. El proceso coronoide está inclinado ligeramente medialmente.

Dentición inferior: El i1 es tiene forma pseudotriangular con el borde distal más ancho que el mesial, y con un marcado pliegue en la cara lingual, además, presenta una concavidad en la cara distal para en la que encaja el i2 (no presente en ejemplares más juveniles, que muestran borde plano). El i1 puede variar la forma pseudotriangular pero presentando un aspecto más globoso (de bordes labial y lingual). El i1 carece de esmalte en la cara distal y mesial (en el contacto con ambos i1). La cara labial del i1 tiene esmalte estriado. El i2 tiene forma pseudocuadrangular o redondeada con ausencia de esmalte en la cara mesial y distal. El p4 es marcadamente bilobulado, con un pliegue labial bien metido en la matriz dentaria. La parte lingual del p4 presenta una ligera concavidad. El borde mesial del p4 puede ser marcadamente agudo. Los molares presentan un pliegue lingual bien metido en la matriz dentaria, que separa trigónido de talónido. Los molares (m1-m3) pueden presentar concavidad en el borde lingual del talónido, en este sentido los m1 suelen ser los más variables en este carácter.

Esqueleto poscranial: El húmero, la ulna y el radio son más gráciles que las de *Pl. casirensis* y *Me. cristatum*. Los Mc II, III, IV recto con bordes lateral y medial divergentes distalmente.

Sinonimias propuestas con el taxón *Pseudotypotherium maendrum*:

- i. *Typotherium bravardi* Burmeister, 1888.

Holotipo: MLP 48-XIII-16-220.

Localidad tipo: Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Razones para considerar la sinonimia de *Pseudotypotherium maendrum* con *Typotherium bravardi*: Las medidas craneanas y dentarias entran dentro de la variabilidad de *Ps. maendrum*. Las características que muestra en ejemplar son: El arco cigomático es cóncavo ventralmente. El borde ventral del arco cigomático (dorsal de la placa cigomática) está orientado lateralmente. El borde rostroventral del arco cigomático presenta una lámina gruesa. La fosa infraorbitaria se localiza rostralmente en la plataforma infraorbitaria. El lacrimal tiene forma cuadrangular en vista dorsal.

En borde rostral marca un ángulo recto con el borde lateral del borde dorsal del maxilar. Existe reducción de anchura del maxilar en el borde ventrorrostral (mesial al P3). P4 bilobulado. La crista2-crochet de M1 y M2 con borde lingual más expuesto lingualmente al que marca protofo y metalofo, además su borde mesial y lingual son divergentes lingualmente. Los M1-M3 presentan entolofo cóncavo labialmente. La crista2-crochet de M3 está localizada medialmente al límite establecido entre metalofo y paralofo. Los molares muestran parastilo, surco del parastilo y una concavidad adicional en el entolofo.

ii. *Typotherium exiguum* Ameghino, F., 1887a.

Holotipo: MLP 12-1684. Paratipo: MLP 12-1683.

Localidad tipo: Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina

Razones para considerar la sinonimia de *Pseudotypotherium maendrum* con *Typotherium*

***exiguum*:** La crista2-crochet de M1 y M2 con borde lingual más expuesto lingualmente al que marca protofo y metalofo, además su borde mesial y lingual son divergentes lingualmente. Los M1-M3 presentan entolofo cóncavo labialmente. La crista2-crochet de M3 está localizada medialmente al límite establecido entre metalofo y paralofo. El p4 es marcadamente bilobulado, con un pliegue labial bien metido en la matriz dentaria. La parte lingual del p4 presenta una ligera concavidad. El borde mesial del p4 puede ser marcadamente agudo. Los molares presentan un pliegue lingual bien metido en la matriz dentaria, que separa trigónido de talónido. Los molares (m1-m3) presentan trigónido y talónido diferenciados. El m2 y el m3 presentan en la cara lingual del talónido una ligera concavidad.

iii. *Typotherium pseudopachygnathum* Ameghino, F., 1904.

Holotipo: se encuentra perdido.

Localidad tipo: Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Edad y distribución: edad mamífero (*SALMA*) Montehermosense, Plioceno inferior.

Razones para considerar la sinonimia de *Pseudotypotherium maendrum* con *Typotherium*

***pseudopachygnathum*:** La descripción original de *Typotherium pachygnatum* por Gervais y Ameghino, F. (1889) indica características craneales del que Ameghino, F. (1904) considera que es el verdadero holotipo de *Typotherium pachygnatum*. En la descripción original Gervais y Ameghino, F. (1889) indican “la barra que separa los incisivos de las muelas” que yo interpreto como el diastema superior entre incisivos y premolares; “de un ancho casi uniforme”. Tal y como indican, confirmo que este carácter es variable para *Ps. maendrum*, por lo que entiendo que entra dentro de la variabilidad intraespecífica.

iv. *Xenotherium immersum* Ameghino, F., 1904.

Holotipo: MACN A 10300.

Localidad tipo: Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Razones para considerar la sinonimia de *Pseudotypotherium maendrum* con *Xenotherium immersum*: Todas las características indicadas para esta especie tales como la concavidad distal en la que encajarían el i2, o que el esmalte del diente en la cara labial es estriado, encajarían dentro de las características propias de *Ps. maendrum*.

v. *Typotherium strictum* Rovereto, 1914.

Holotipo: MACN PV 7739.

Localidad tipo: Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Razones para considerar la sinonimia de *Pseudotypotherium maendrum* con *Typotherium strictum*: El cráneo del holotipo (MACN PV 7739) comparte todas las características craneales y dentarias superiores diagnosticadas para *Ps. maendrum*. Tan solo varía en que en la plataforma infraorbitaria derecha no existe fosa infraorbitaria y el borde dorsal se sitúa en el plano transversal. Por el contrario, en la fosa derecha aparece la fosa propia de *Ps. maendrum* cuya cavidad está localizada lateralmente al arco cigomático.

vi. *Typotherium extensum* Rovereto, 1914.

Holotipo: MACN PV 7969.

Localidad tipo: Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Razones para considerar la sinonimia de *Pseudotypotherium maendrum* con *Typotherium extensum*: El cráneo del holotipo (MACN PV 7969) comparte todas las características craneales y dentarias superiores indicadas en la diagnosis para *Ps. maendrum*. El borde caudal de la concavidad rostral del premaxilar se sitúa a la altura oclusal del I1. El borde ventral del nasal en contacto con el premaxilar o maxilar se sitúa a la altura del diastema. El lacrimal tiene forma pseudotriangular en vista dorsal. El borde caudal del nasal se sitúa a la altura medial de la órbita. La fosa infraorbitaria es marcada en ambas orbitas y se localiza rostralmente bajo la misma. El proceso cigomático del hueso frontal se orienta laterocaudalmente. El borde dorsolateral del temporal (dorsal al meato acústico externo) es cóncavo. El borde ventral del arco cigomático es cóncavo en toda su longitud. La bulla timpánica es prácticamente plana en vista lateral y también en vista ventral. El borde ventral del arco cigomático se orienta lateralmente. I1 de forma arriñonada con pliegue lingual, el esmalte está ligeramente estriado en la cara labial. El P3 tiene forma triangular y presenta un pequeño surco lingual poco interiorizado en la matriz dentaria. El P4 es bilobulado con pliegue lingual de esmalte bien interiorizado en la matriz dentaria. Ambos premolares (P3 y P4) tienen marcado parastilo y surco del parastilo. Los molares presentan un marcado parastilo y surco de parastilo, además de una concavidad en el entolofio. El M1 presenta una crista2-crochet que llega a sobrepasar el límite lingual establecido por protolofio y metalofio, mientras el M2 presenta la crista2-crochet a la misma altura lingual. El M3 presenta la crista2-crochet medialmente a protolofio y

metalofo. El húmero presenta, proximalmente al *capitulum*, lo que parece una fosa radialis (cerrada). El Mc III, IV son rectos y tienen bordes lateral y medial distalmente divergentes. El Mc V se encuentra ligeramente curvado medialmente y también con bordes lateral y medial divergentes distalmente.

vii. *Pseudotypotherium hystatum* (Cabrera 1937a).

Holotipo: MLP 43-VII-10-1.

Localidad tipo: Miramar, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Edad: edad mamífero (*SALMA*) Chapadmalense, Plioceno superior.

Razones para considerar la sinonimia de *Pseudotypotherium maendrum* con *Typotherium hystatum*: El borde rostral al P3 del maxilar muestra una concavidad lateral. El foramen incisivo tiene bordes laterales rostralmente divergentes, además el borde caudal del mismo sobrepasa la sutura del premaxilar y maxilar. La bula timpánica en vista lateral y ventral no aparece globosa. El borde ventral del arco cigomático es cóncavo ventralmente en todo su recorrido. La fosa infraorbitaria esta excavada en la parte rostral de la órbita. El proceso cigomático del hueso frontal se orienta caudolateralmente. La parte dorsal del temporal (dorsalmente al meato acústico externo es cóncava). El borde rostroventral del arco cigomático muestra una lámina ósea marcada. El borde ventral del arco cigomático se orienta lateralmente. Las crestas nucas están bien desarrolladas dorsalmente. El I1 no está presente en el holotipo, pero el borde lingual del alveolo del I1 indicaría la presencia de un pliegue lingual. El P3 tiene forma pseudotriangular con parastilo y surco del parastilo. El P4 tiene forma pseudocuadrangular con marcado pliegue lingual bien interiorizado en la matriz dentaria. El M1 y el M2 presentan una ligera concavidad labial del entolofo, la crista2-crochet de ambos está más localizada lingualmente que el límite establecido por protolofo y metalofo. Los bordes mesial y distal de la crista2-crochet son divergentes lingualmente. El M3 tiene el borde lingual de la crista2-crochet desplazada en la matriz dentaria. Los bordes mesial y distal de la crista2-crochet del M3 son convergentes lingualmente.

ii. *Pseudotypotherium insigne* (Ameghino, F., 1887a).

Holotipo: MLP 12-1678.

Localidad tipo: Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Edad: edad mamífero (*SALMA*) Montehermosense, Plioceno inferior.

Nueva diagnosis del taxón *Pseudotypotherium insigne*: El borde lingual del trigónido de los molares (m1, m2-m3) se localiza en un plano más medial que el del borde del talónido.

El p4 es bilobulado, con presencia de pliegue labial bien interiorizado en la matriz. Los molares se muestran bilobulados con pliegues linguales muy que llegan al borde lingual de esmalte. El m2 presenta una muy pequeña concavidad en el borde lingual del talónido, esta misma concavidad en el

m3 es más marcada. El borde caudoventral de la sínfisis mandibular se sitúa a la altura del p4 en vista dorsal. **El borde caudoventral muestra una concavidad ventral en vista lateral.** El borde caudomedial de la sínfisis muestra dos orificios a cada lado de eje sagital. El borde rostral de la rama mandibular (distal al m3) muestra una marcada concavidad ósea, y en su base muestra un foramen.

iii. *Pseudotypotherium subinsigne* (Rovereto, 1914).

Holotipo: MACN PV 8469.

Localidad tipo: Huayquerías de San Carlos, provincia de Mendoza, Argentina.

Edad y distribución: edad mamífero (*SALM4*) Montehermosense, Plioceno inferior.

Etimología: *subinsigne* hace referencia a ser más pequeña que la especie *Pseudotypotherium insigne*.

Nueva diagnosis del taxón *Pseudotypotherium subinsigne*:

Cráneo: El arco cigomático presenta un borde ventral marcadamente cóncavo en todo su recorrido. **El arco cigomático es robusto.** El borde ventrorrostral del arco cigomático muestra una marcada angulación, pero sin lamina ósea del borde diferenciable. **El borde rostral del arco cigomático con el borde latero dorsal del maxilar muestra un ángulo recto.** El borde rostral del arco cigomático es plano. **El lacrimal tiene forma pseudotriangular, con mayor anchura lateromedial en la parte rostral, además presenta proceso óseo muy marcado. La fosa infraorbitaria es marcada y muy profunda, localizada en posición rostral. El borde caudal de la plataforma infraorbitaria se orienta ventrocaudalmente y es ligeramente convexo.** Las bullas timpánicas no se muestran globosas ni en vista lateral ni en vista ventral.

Dentición superior: El P3 tiene forma pseudotriangular con marcados parastilo y surco del parastilo. El P4 muestra una bilobulación por la presencia de un pliegue lingual en forma de “Y” en la matriz dentaria. Los molares (M1-M3) muestran parastilo, surco del parastilo y pliegue cóncavo en el entolofos. Los molares (M1-M2) muestran entolofos rectos. La crista2-crochet de M1 y M2 tienen bordes mesial y distal paralelos lingualmente, y el borde lingual sobrepasa el borde lingual establecido por entolofos y protolofos. La crista2-crochet del M3 tiene bordes mesial y distal convergentes lingualmente. El M3, además, muestra un marcado metastilo.

i. *Mesotherium* Serres, 1867.a. *Mesotherium cristatum* Serres, 1867.

Holotipo: MNHN.F. PAM 2.

Paratipo: MNHN.F. PAM 180.

Localidad tipo: Toscas del Río de La Plata, provincia de Buenos Aires, Buenos Aires (Ameghino, F. 1889).

Nueva localidad tipo: en José Hernández, partido de La Plata, 34° 54' 35"S y 58° 00' 15"O (Bidegain 1991; Tonni *et al.*, 1999).

Edad: edad mamífero (*SALMA*) Ensenadense, Pleistoceno medio. La presencia de esta especie está establecida en la Biozona de *Mesotherium cristatum* (ver Verzi *et al.*, 2004; Soibelzon, 2008; Soibelzon *et al.*, 2008a, 2008b, 2009b, 2010; Cione *et al.*, 2015).

Comentarios: el holotipo corresponde a varios elementos que pertenecen a un solo individuo incluyendo el cráneo, la mandíbula y gran parte del esqueleto poscraneal (MNHN.F.PAM 2); el paratipo corresponde a una mandíbula completa muy bien preservada (MNHN.F. PAM 180).

Nueva diagnosis de la especie *Mesotherium cristatum*:

Cráneo: La fosa infraorbitaria es ausente. El borde distal de la plataforma infraorbitaria tiene inclinación ventrodiscal. El foramen infraorbitario es ausente o extremadamente reducido. La anchura posorbital del arco cigomático es distalmente convergente. Los bordes laterales del diastema superior son rostralmente divergentes. El borde ventrocaudal del arco cigomático no presenta angulación ventral. El borde caudal de la cavidad rostral del premaxilar se sitúa distalmente al I1. **La forma dorsal del lacrimal es pseudocuadrangular, y el borde rostral es siempre cóncavo rostralmente. La altura de la depresión del nasal está a la altura del P4.** El diastema entre el I1 y P4 tiene bordes siempre divergentes. La forma del foramen incisivo en el premaxilar tiene los bordes laterales divergentes rostralmente.

Dentición superior: El borde rostral entre ambos I1 es prácticamente plano. El I1 tiene forma pseudorrectangular con una anchura labiolingual constante en el eje mesiodistal. El ratio de la longitud mesiodistal y de la anchura bucolingual es entre 2 y 3. El ratio entre la anchura de los bordes laterales de ambos I1 y de la longitud rostródica de ambos I1 es mayor o igual a 3. El P3 es subcircular. El ratio de longitud y anchura del P4 es mayor igual a 1,6. El P4 es subrectangular y marcadamente bilobulado. La forma del pliegue lingual del P4 es abierto y con protofo y metalfo separados. El ratio de longitud y anchura del M1 es mayor igual a 1,9. El borde labial del M2 (entolofio) es normalmente convexo. La imbricación dentaria M1-M2 es mayor

o igual a 1,5. El borde lingual de la crista 2 crochet sobrepasa el borde labial establecido entre metalofo y entolofo. **El borde labial del entolofo del M3 es siempre convexo, el parastilo puede llegar a orientarse lateralmente.** Los bordes mesiales y distal de la cristal2-crochet del M3 son normalmente convergentes o paralelos lingualmente.

Mandíbula: La cresta dorsal del diastema inferior es una lámina gruesa. Los bordes laterales de la sínfisis mandibular presentan unos recrecimientos de los bordes laterales. La rama mandibular es ligeramente cóncava lateralmente. Ambas crestas dorsales del diastema son rostralmente divergentes. Los bordes laterales del diastema mandibular son cóncavos lateralmente. El borde ventral de la sínfisis mandibular es cóncavo ventralmente.

Dentición inferior: El i1 es subrectangular con anchura mesiodistal constante. La cara labial del i1 es estriada. No hay concavidad en el borde distal del i1 para el i2. El i2 es de forma circular. El pliegue labial de esmalte del p4 forma una separación marcada ente trigónido y talónido.

Esqueleto poscranial: La escápula es triangular y masiva, con el borde de la fosa subescapular proyectada caudalmente. El húmero es masivo, presenta una cresta de deltoidea muy marcada y proyectada distalmente superando la parte media de la diáfisis. Proximalmente al capitulum aparece una *fossa radialis*. El borde lateral de la cresta supracondilar es recto y paralelo al eje longitudinal. El radio está fuertemente engrosado especialmente la anchura craneocaudal de la epífisis distal. El acromion de la ulna es robusto y fuertemente proyectado proximalmente. El magnum es robusto con la proyección proximal poco marcada. El trapezoide es robusto, y pseudorectangular en vista dorsal, con mayor anchura proximal que distal. El Mc I esta curvado medialmente. El cuerpo del Mc II es recto sin curvatura aparente, los bordes lateral y medial de la diáfisis distal son distalmente divergentes, al igual que el Mc III. El borde laterodorsal de la epífisis proximal del Mc III presenta una angulación muy marcada. El Mc IV tiene borde lateral y medial distalmente divergentes. El Mc V se encuentra curvado medialmente con la mitad distal fuertemente ensanchada. La tibia es robusta. La sección de la diáfisis es pseudocuadrangular no oval como en otrostaxones. El borde craneal de la fibula a la altura del último tercio es plano. El astrágalo es robusto. El calcáneo es robusto y con un fuerte ensanchamiento en la parte distal. El navicular es aplanado distoproximalmente, y esta ensanchado lateromedialmente. El cuboides se encuentra poco ensanchado lateromedialmente. El ectocuneiforme es robusto. El entocuneiforme es cuadrangular en vista medial, más ancho proximalmente.

Sinonimias propuestas en esta tesis para el taxón *Mesotherium cristatum*:

- i. *Mesotherium pachygnatum* (Gervais y Ameghino, F. 1880).

Holotipo: MNHN.F.PAM 263.

Localidad tipo: Toscas del Río de La Plata, provincia de Buenos Aires, Buenos Aires (Ameghino, F. 1889).

Razones para considerar la sinonimia de *Mesotherium cristatum* con *Mesotherium*

***pachygnatum*:** El holotipo es una mandíbula fragmentada. Muestra alguna de las características propias de *Me. cristatum* como: crestas dorsales del diastema mandibular gruesas. La forma del alveolo del i1, indica que se trata de un diente con alargado mesiodistalmente con una anchura bucolingual prácticamente constante. El i1 tiene esmalte estriado. El i2 es marcadamente redondeado. Las ramas mandibulares presentan una cierta concavidad lateral.

- ii. *Entelomorphus rotundatus* Ameghino, F., 1889.

Holotipo: CB-B-51.15. **Paratipo:** MPCB 74-723.

Localidad tipo: Toscas del Río de La Plata, provincia de Buenos Aires, Buenos Aires (Ameghino, F. 1889).

Razones para considerar la sinonimia de *Mesotherium cristatum* con *Entelomorphus*

***rotundatus*:** El holotipo es una sínfisis mandíbula fragmentada. Muestra alguna de las características propias de *Me. cristatum* como: crestas dorsales del diastema mandibular gruesas. La forma del alveolo del i1, indica que se trata de un diente con alargado mesiodistalmente con una anchura bucolingual prácticamente constante. El i1 tiene esmalte marcadamente estriado. El alveolo del i2 muestra que se trata de un diente redondeado.

- iii. *Typotherium eguiai* Ameghino, F., 1904.

Holotipo: MACN PV 2648.

Localidad tipo: Toscas del Río de La Plata, provincia de Buenos Aires, Buenos Aires (Ameghino, F. 1889).

Comentario: el cráneo que designa el holotipo de *Typotherium eguiai* primeramente fue designado como *Typotherium exiguum* y además fue ilustrado (Ameghino, F., 1889). Cabrera (1939a) propone esta sinonimia para lo que él considera que es el verdadero *maendrum* definido por Ameghino, F. (1887a), y que considera con el nombre genérico *Typotheridion*.

Razones para considerar la sinonimia de *Mesotherium cristatum* con *Typotherium eguiai*:

Ausencia de fosa infraorbitaria, borde caudal de la plataforma infraorbitaria está orientada ventrocaudalmente. El I1 marcadamente estriado. El borde dorsal del temporal dorsalmente al

meato acústico externo es marcadamente globoso. La bulla timpánica se muestra ligeramente globosa en vista lateral. El foramen infraorbitario es ancho, tiene bordes laterales rostralmente divergentes. Los bordes laterales de la diáfisis superior son divergentes rostralmente. Los bordes lateroventrales del premaxilar son ligeramente cóncavos lateralmente. El borde lateroventral del maxilar (mesial al P3) es más reducido en anchura que la que muestra el premaxilar. El P4 bilobulado está fuertemente alargado mesiodistalmente. El entolofo del M1 es ligeramente cóncavo, el M2 es recto, y el del M3 es marcadamente cóncavo labialmente. El M1 y el M2 tienen la crista2-crochet localizada más lingualmente que el borde lingual marcado por metalofo y protolofo.

iv. *Typotherium rodrigo* Boscá, 1923.

Holotipo: MPCB 64-133/CB-B.51.7.

Localidad tipo: Toscas del Río de La Plata, provincia de Buenos Aires, Buenos Aires (Ameghino, F. 1889).

Razones para considerar la sinonimia de *Mesotherium cristatum* con *Typotherium rodrigo*: el ejemplar, aunque está muy mal preservado muestra la típica forma del i1, alargado y con prácticamente la misma anchura bucolingual. El i2 es redondeado. El borde ventral de la sínfisis mandibular es cóncavo.

v. *Bravardia pampeana* Cattoi, 1941a.

Holotipo: MACN A 2037.

Localidad tipo: Toscas del Río de La Plata, provincia de Buenos Aires, Buenos Aires (Ameghino, F. 1889).

Razones para considerar la sinonimia de *Mesotherium cristatum* con *Bravardia pampeana*: Los molares superiores sin lugar a duda tienen la misma conformación que *Me. cristatum*. El M3 presenta una marcada concavidad labial del entolofo, con el parastilo orientado labialmente. El P4 es fuertemente alargado mesiodistalmente y bilobulado. Los bordes labiales del entolofo del M1 y el M2 son rectos.

vi. *Typotherium angustirostrum* Cattoi, 1941b.

Holotipo: MACN PV 6040.

Localidad tipo: Toscas del Río de La Plata, provincia de Buenos Aires, Buenos Aires (Ameghino, F. 1889).

Razones para considerar la sinonimia de *Mesotherium cristatum* con *Typotherium angustirostrum*: Ausencia de fosa infraorbitaria. Foramen infraorbitario muy reducido. El borde ventral del arco cigomático se orienta lateralmente. El lacrimal tiene forma pseudorrectangular con el borde rostral cóncavo. El borde rostral del arco cigomático es cóncavo. El borde ventral de la

sutura del nasal con el maxilar se sitúa a altura del P4. El borde dorsal del hueso temporal (dorsal al meato acústico externo) es marcadamente cóncavo laterodorsalmente. Los molares superiores tienen la crista2-crochet desplazada más lingualmente al límite marcado del protofofo y metalofo. El M1 tiene entolofo recto, el M2 y el M3 tiene el entolofo cóncavo labialmente. La rama mandibular es ligeramente cóncava lateralmente. La cresta dorsal del diastema mandibular es gruesa. Ambas crestas dorsales del diastema son rostralmente divergentes. Los bordes laterales del diastema mandibular son cóncavos lateralmente. El borde ventral de la sínfisis mandibular es cóncavo ventralmente. El i1 es marcadamente alargado con prácticamente la misma anchura bucolingual. El i1 no presenta concavidad distal para el i2. El i1 es marcadamente estriado. El i2 es redondeado. El p4 es marcadamente bilobulado. La escápula es masiva de forma pseudotriangular con acromion masivo desplazado distalmente.

C. DISCUSIÓN

Las especies del mioceno inferior *Altitypothierium chucalense*, *Al. paucidens* y *Eo chico* presentan muchas semejanzas entre sí. El código de nomenclatura zoológica no indica preferencia nomenclatural a la hora de considerar sinonimia de las especies publicadas en un mismo manuscrito. Por lo cual la elección de la nueva nomenclatura de las especies consideradas sinónimas queda a elección del investigador que propone la sinonimia. En este sentido considero que el nombre más adecuado para la sinonimia de estas especies del Mioceno inferior de Chile sería *Altitypothierium chucalense*.

Las razones para considerar esta sinonimia (*Al. paucidens*, *Al. chucalense* y *Eo. chico*) son: P4 sin bilobulación con pliegue labial de esmalte; M1 y M2 con entolofo cóncavo labialmente, y crista2-crochet de los M1 y M2 a la misma altura lingual establecida por metalofo y protofofo, y además con bordes mesial y distal de la crista2-crochet convergentes lingualmente. El M3 tiene bordes mesial y distal de la crista2-crochet convergentes lingualmente, y el borde lingual de la crista2-crochet puede estar menos proyectada lingualmente que el borde lingual marcado por metalofo y protofofo, o a la misma altura lingual; i1 de forma pseudotrapezoidal; presencia de concavidad en el inicio del borde rostral de la rama mandibular (distal al m3) con presencia de foramen en su base. Ausencia o presencia de esmalte en la parte lingual del talónido del m3. m1 y m2 con borde lingual del talónido sin concavidad.

Esta sinonimia esta además sostenida por el análisis filogenético B (capítulo X) identifica la sinonimia de *Altitypothierium chucalense* en base a seis autapomorfías la distribución del esmalte en el I1 se encuentra en todo el perímetro ($83^{2\rightarrow 0}$; IR= 0,895); la proyección rostroventral de la bula timpánica está presente ($41^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,667); el ratio MDL / BLW del m1 es normalmente mayor o igual a 1,6, o siempre mayor a 1,6 ($227^{0\rightarrow 23}$; IR= 0,577); el ratio MDL / BLW del P3 es siempre más

ancho que largo ($105^3 \rightarrow 1$; IR= 0,5); el diastema I1-I1 está ausente ($65^0 \rightarrow 1$; IR= 0,4) y la cresta ósea que separa la línea media del foramen incisivo está presente ($48^0 \rightarrow 1$; IR= 0).

La especie *Rusconitherium mendocense* Cerdeño *et al.* (en prensa) también del Mioceno inferior no se ha incluido en otros capítulos de esta tesis por ser recientemente publicada en la etapa final de esta tesis. Independientemente de este hecho y según las observaciones que he realizado sobre este taxón indico que muestra una serie de características que son comunes a los taxones sinonimizados como *Al. chucalense* otros taxones del mioceno inferior como: p4 sin pliegue lingual de esmalte marcada en la matriz dentaria; M1 y M2 con entolofo cóncavo labialmente, y crista2-crochet de los M1 y M2 a la misma altura lingual establecida por metalofo y protolofo, y además con bordes mesial y distal de la crista2-crochet convergentes lingualmente. El M3 tiene bordes mesial y distal de la crista2-crochet convergentes lingualmente, y el borde lingual de la crista2-crochet esta menos proyectada lingualmente que el borde lingual marcado por metalofo y protolofo, P4 sin bilobulación. Concavidad en el borde lingual del talónido del m3. Ausencia de esmalte en parte lingual del talónido del m3-. i1 de forma pseudotrapezoidal. Presencia de concavidad en el inicio del borde rostral de la rama mandibular (distal al m3) con presencia de foramen en su base. Debido a estas características se propone tentativamente que podrían tratarse de especies sinónimas (a falta de un análisis filogenético en detalle como el propuesto en esta tesis) y que por lo tanto sea considerado con el nombre del taxón *Altitypothierium mendocense*.

D. CONCLUSIONES

Las sinonimias propuestas para la subfamilia Mesotheriinae según sus características morfológicas indicadas en los apartados anteriores quedan recogidas en la tabla V. 1.

TAXONES	SINONIMIAS
<i>Altitypoterium chucalense*</i>	= <i>Altitypoterium paucidens*</i> = <i>Eotypoterium chico*</i>
<i>Eutypoterium lehmannitschei</i>	= <i>Eutypoterium superans</i> = <i>Trachytypoterium vietum</i> = <i>Trachytypoterium rectum</i>
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	= <i>Acrotypoterium tapiai</i> = <i>Typotheriopsis silveyrai</i> = <i>Typotheriopsis vanboutei</i> = <i>Typotheriopsis jachalensis</i>
<i>Plesiotypoterium achirensense</i>	= <i>Plesiotypoterium majus</i>
<i>Pseudotypoterium maendrum</i>	= <i>Typoterium bravardi</i> = <i>Typoterium exiguum</i> = <i>Typoterium robustum</i> = <i>Typoterium pseudopachygnathum</i> = <i>Xenotherium immersum</i> = <i>Typoterium strictum</i> = <i>Typoterium extensum</i> = <i>Mesotherium hystatum</i>
<i>Mesotherium cristatum</i>	= <i>Mesotherium pachygnathum</i> = <i>Entelomorphus rotundatus</i> = <i>Typoterium eguiai</i> = <i>Typoterium rodrigo</i> = <i>Bravardia pampeana</i> = <i>Typoterium angustirostrum</i>

Tabla V. 1. Lista completa de las sinonimias propuestas en esta tesis para los distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae, a la espera de conocer los resultados del estudio filogenético (capítulo X). *Las especies consideradas como sinónimas a *Altitypoterium chucalense* han sido incluidas inicialmente como especies distintas en el análisis filogenético (Análisis A) y consideradas ya como sinónimas en los siguientes análisis (Análisis B, C1, C2 y C3).

Los taxones que se consideran válidos y que por lo tanto se evalúan en el análisis filogenético en el capítulo X, están recogidos en la tabla V.2. No se incluye el taxón *Tr. subandinus* Villarroel *et al.* (1994) por estar muy mal representado. Ni el taxón *Rusconitherium mendocense* por las razones anteriormente indicadas.

GÉNEROS	ESPECIES
<i>Trachytberus</i>	<i>alloxus</i>
	<i>spengazzianus</i>
	<i>ramirezi</i>
<i>Plesiotypotherium</i>	<i>achirens</i>
	<i>castrense</i>
<i>Microtypotherium</i>	<i>choquecotense</i>
<i>'Plesiotypotherium' minus</i>	<i>minus</i>
<i>'Plesiotypotherium' (Nazareno)</i>	sp.
MNHN Bol 11753 (= GB 100)	Indet.
<i>Caraguatypotherium</i>	<i>munozzi</i>
<i>Eotypotherium</i>	<i>chico</i>
<i>Altitypotherium</i>	<i>paucidens</i>
	<i>chucalense</i>
<i>Eutypotherium</i>	<i>lehmannitschei</i>
<i>Typotheriopsis chasicoensis</i>	<i>chasicoensis</i>
<i>'Typotheriopsis'</i>	<i>internum</i>
<i>Pseudotypotherium</i>	<i>maendrum</i>
	<i>subinsigne</i>
	<i>insigne</i>
<i>Mesotherium</i>	<i>cristatum</i>

Tabla V. 2. Lista de los taxones reconocidos previamente al análisis filogenético (ver capítulo X).

CAPÍTULO VI

Descripción dental e inferencias dentarias evolutivas en la familia Mesotheriidae

En este capítulo se analiza la dentición de distintos taxones de la familia Mesotheriidae, principalmente desde un punto de vista morfológico con el propósito principal de describir las diferencias dentarias existentes entre los taxones.

En el anexo II se indican las diferencias de las medidas dentarias de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriidae (longitud mesiodistal (MDL), y anchura bucolingual (BLW)) independientes para cada taxón y para cada pieza dentaria definitiva. Los datos cuantitativos han sido expuestos de tres formas distintas: (i) análisis estadístico en que se incluyen el número de muestra para cada taxón (N), la media, la desviación estándar (σ), y el error estándar; (ii) mediante un diagrama de cajas (*Box-plot*) de cada medida; y (iii) mediante un gráfico de dispersión (*Scatter plot*) (ver anexo VI).

A la hora de determinar los dientes de los mesoterios se han tenido en cuenta los siguientes aspectos:

- La fórmula dentaria de la familia Mesotheriidae difiere entre sus dos familias. Por un lado, la subfamilia Trachytheriinae con una formula dentaria de $\frac{3133}{2033}$, y la subfamilia Mesotheriinae con $\frac{1023}{2013}$ (Thenius, 1989).
- Se conoce que los molares de la subfamilia Trachytheriinae erupcionan posteriormente a los premolares definitivos, mientras que en la subfamilia Mesotheriinae erupcionan los molares y posteriormente los premolares definitivos (ver Gomes Rodrigues *et al.* 2017a).
- Hay evidencias que demuestran que los dientes adicionales a la formula dentaria definitiva desaparecen con la ontogenia, antes de ser adultos. Estos mismos dientes presentan una morfología peculiar por ejemplo raíces cerradas o con anchura y longitud que se reduce hacia la base dentaria, o con esmalte de menor grosor que los molares definitivos.
- Los ejemplares con dentición completan correspondiente a la fórmula dentaria definitiva de la familia son considerados como especímenes subadultos (si tienen algunas suturas abiertas) o adultos.

A. DENTICIÓN SUPERIOR



Figura VI. 1. I1 de distintos taxones de la familia Mesotheriidae. **A.** I1 derecho de *Trachytherus spegazzinianus* (MACN A 235, holotipo); **B.** I1 derecho con poco desgaste de *Trachytherus alloxus* (MNHN Bol V 9027); **C.** I1 izquierdo de *Altitypothierium paucidens* (SGO PV 4038), imagen especular; **D.** I1 derecho de *Microtypotherium choquecotense* (MNHN Bol V 3349); **E.** I1 derecho de *Eutypotherium* cf. *lehmannitschei* (MLP 12-IX-2-8); **F.** I1 derecho de *Caragatypotherium munozzi* (SGOPV 22500, holotipo); **G.** I1 derecho de *Plesiotypotherium achirensense* (MNHN.F.ACH 20); **H.** I1 derecho de *Plesiotypotherium casirensense* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **I.** I1 derecho de *Typotheriopsis chasicoensis* (MLP 12-1666); **J.** I1 derecho de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962); **K.** I1 derecho de *Pseudotypotherium subinsigne*; **L.** I1 izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MLP 12-1681) imagen especular.

La fórmula dentaria permanente de la subfamilia Trachytheriinae es $\frac{3133}{2033}$, mientras que en la subfamilia Mesotheriinae es $\frac{1023}{2013}$. En los mesoterinos, la dentición superior destaca por un I1 fuertemente alargado mesiodistalmente, ensanchado bucolingualmente y fuertemente curvado rostroventralmente desde su raíz. En vista oclusal, ambos incisivos superiores **I1** se disponen oblicuamente (laterocaudal) en todos los taxones salvo en algunos ejemplares de *Pseudotypotherium maendrum* y *Mesotherium cristatum* donde se sitúan en el plano transversal. En la cara lingual suele aparecer un surco lingual cercano al borde mesial. Este carácter está ausente en *A. paucidens* y *M. choquecotense*. En ejemplares adultos de *Pl. casirensense* (MNHN Bol V 3724, holotipo) y preadultos de *T. alloxus*, un segundo surco muy poco marcado es visible. La disposición del esmalte en el **I1** varía en las dos subfamilias mencionadas. En traquiterinos, se sitúa en todo el perímetro en incisivos poco desgastados y queda restringido a la cara bucal con el avance del desgaste. En mesoterinos, el esmalte se sitúa en la cara lingual y bucal. No han sido identificados ningún incisivo superior decidual, por lo que quizás se trate de dientes deciduales permanentes. Las variaciones de tamaño entre los I1 de distintos taxones permiten discernir bien entre distintos taxones (tabla 1, figs. 1, 2, anexo II).

En cuanto a los **premolares deciduales superiores**, en *M. choquecotense* (MNHN Bol V 3349) se aprecian dos alveolos ubicados mesialmente al M1 con presencia de los P4 y P3 definitivos y sin desgastar (Fig. 25. M Anexo II). Gomes Rodrigues *et al.* (2017 b) identifican un tercer alveolo en posición labial que evidenciaría un tercer premolar decidual y por lo la serie premolar decidual DP2, DP3 y DP4. En *M. cf. choquecotense* (MNHN Bol V 6353=UF 160562) un ejemplar juvenil (que muestra suturas del paladar abiertas) que proviene del yacimiento de Cerdas, Bolivia. Este ejemplar presenta un DP3 y DP4 con raíces cerradas, el DP3 además presentar un esmalte muy delgado (Fig. VI. 2 A-I). En otros ejemplares más grandes de esta misma especie ya con dentición definitiva muestra P4 sin bilobulación (Fig. VI. 2. J-N). No se reconocen dientes deciduales superiores para las especies *Altitypotherium* sp, *Plesiotypotherium achirensense*, *Pl. casirensense*, *Eutypotherium lehmannitschei*, *Caragatypotherium munozi*. La distinción entre el P4 y el DP4 ha sido siempre controvertida en los mesoterios, asumiéndose que la presencia de un pliegue lingual en el P4 es propia de *Pseudotypotherium* y *Mesotherium* (Francis, 1965), aunque la especie *Caragatypotherium munozi* también ha sido identificada como que presenta un P4 bilobulado (Flynn *et al.* 2005).

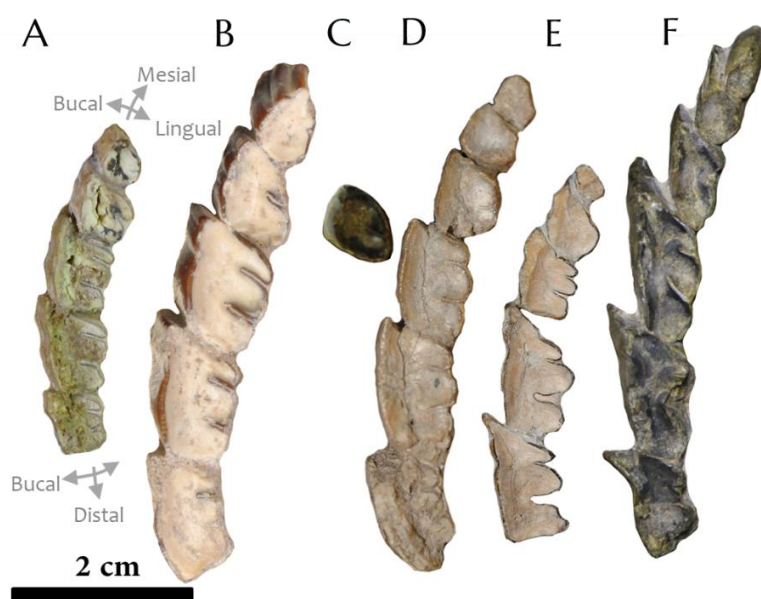


Figura VI. 2. Series molares superiores en taxones de la subfamilia Mesotheriinae. **A.** DP3, DP4, M1, M2, M3 derechos de *Microtypotherium* cf. *choquecotense* (MNHN Bol V 6353); **B.** P3, P4, M1, M2, M3 derechos de *Plesiotypotherium achirensense* (MNHN Bol V 3325); **C.** P4 de *Eutypotherium lehmannitschei* (MACN A 10347a); **D.** DP2, DP3, DP4, M1, M2, M3 derechos de *Typotheriopsis chasicensis* (MLP 55-IV-28-14); **E.** DP2, DP3, DP4, M1, M2 derechos de *Pseudotypotherium 'carhuense'* (MLP 37-III-7-1); **F.** DP2, DP3, DP4, M1, M2 y M3 derechos de *Mesotherium cristatum* (= *Bravardia pampeana*; MACN PV 2037, holotipo).

Los **DP2** son reconocibles en pocos ejemplares. En el espécimen MNHN Bol V 3394 de *Mi. choquecotense*, tan solo se llega a apreciar el alveolo de los tres premolares deciduales (DP2, DP3 y DP4; Gomes Rodriguez *et al.*, 2017).

En las especies *Mi. cf. choquecotense*, se reconoce unos **DP3** sin ningún pliegue lingual (fig. VI 2 A). En la especie *Me. cristatum* los **DP2** y **DP3** tienen un pequeño surco lingual ausente en *T. chasicensis* y *Ps. maendrum*. Sin embargo, en estas tres especies, el **DP4** es muy semejante entre sí, con

una forma oclusal molariforme muy semejante a un M1 definitivo en etapas con poco desgaste (fig. VI.3).

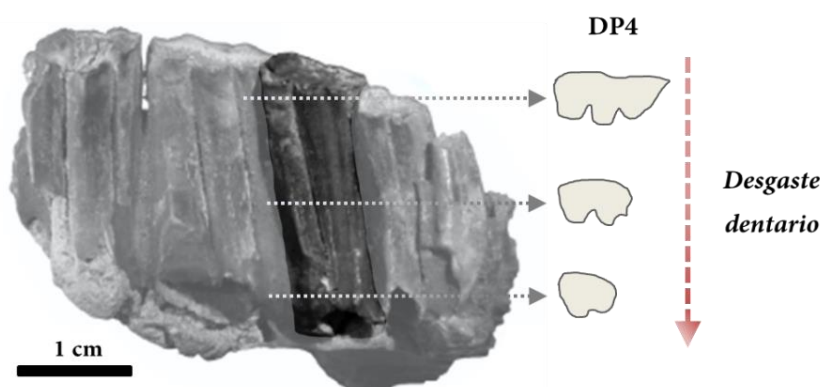


Figura VI. 3. Maxilar de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 9531) con los dientes M2, M1, DP4, DP3 y DP2 en vista lingual. Se informa gráficamente de los cambios producidos en el DP4 debido al desgaste. Imagen modificada de Cerdeño et al. (2013).

La forma de los **molares superiores** en los mesoterinos se caracteriza por tener tres lóbulos linguales (protolofa, crista2-crochet, entolofa; fig. VI. 4) separados entre sí por dos surcos linguales de esmalte. El M3 además de los tres lóbulos linguales presenta distolabialmente un metastilo. El patrón de los DP4 en *Typotheriopsis chasicensis*, *Ps. maendrum* y *Me. cristatum* se modifica con el desgaste, desde un inicio se asemeja a un molar definitivo, luego pierde el pliegue lingual más mesial (por lo que pasa a ser diente bilobulado), y finalmente, se reduce la longitud mesiodistal, pero se mantiene el pliegue lingual (fig. VI.3). Esta última conformación es la típica en los P4 de *Pseudotypotherium* y *Mesotherium sensu* Francis (1965). Lamentablemente no se conoce ningún ejemplar en transición de los taxones formalmente conocidos como *Pseudotypotherium* y *Mesotherium* que permitan indicar definitivamente si hay sustitución de DP4 por P4. (*A pesar de observación en esta tesis se empleará el término DP4 para el premolar mesial al M1 con una forma molariforme trilobulada en los géneros *Pseudotypotherium* y *Mesotherium*, y en estos mismos géneros se identificará como P4 el ejemplar bilobulado en ejemplares adultos).

El individuo CB-B.51.22 de la especie *Ps. maendrum* presenta un P3 con la superficie oclusal cerrada por lo que se infiere que en esta especie sí hay una sustitución de un DP3 por un P3, esto mismo es lo que se infiere en para la especie *Me. cristatum*. Cerdeño y Schmidt (2013) identifican en el espécimen del CRILAR Pv 433 de *Pseudotypotherium* sp. los dientes M3, M2, M1, P4, P3, P2; y por lo tanto infieren una dentición definitiva para este ejemplar ajena a la de la propia subfamilia. Yo interpreto este ejemplar con presencia de P4, DP3 y DP2 debido a varias razones: lingualmente se observa fuertemente una reducción en anchura de los dientes deciduales hacia la base, y el esmalte de estos dientes es mucho más delgado que para los molares.

En todos los taxones de la subfamilia Mesotheriinae se identifica que el **P3** no dispone de pliegue lingual, aunque se han encontrado algunos ejemplares de la especie *Ps. maendrum* que disponen de un pequeño pliegue lingual (MACN Pv 2924), únicamente el ejemplar de *Pl. achirensis* presenta un reducido pliegue lingual (fig. VI.2 B). El **P4** carece de pliegue lingual en los géneros

Eotypotherium, *Altitypotherium*, *Microtypotherium*. La mayoría de especímenes de la especie *Pl. achirensense* presentan P4 sin pliegue lingual, pero hay algunos ejemplares que, si tienen (MNHN Bol V 3325, 3431 y 8968), por lo que se interpreta como un carácter polimórfico. Esto mismo también se a observado en ejemplares de *Eu. lehmannischei*. También se han encontrado P4 bilobulado en la especie *Eutypotherium* cf. *lehmannischei* MLP 12-1734 y MACN A 10347 (Rovereto 1914, fig. 5) (fig. VI.2). Por lo tanto, la identificación de P4 bilobulado sería una nueva característica de las especies *Plesiotypotherium achirensense* y *Eu. lehmannischei*. El pliegue lingual del P4 de algunos de los ejemplares de *Pl. achirensense* se ha observado que es continuo a lo largo de toda la cara lingual de la raíz dentaria (Fig. 25 R y S Anexo II). El P4 *Pl. achirensense* y *Eu. lehmannischei*, la disposición del pliegue lingual es muy característica por situarse dentro de la superficie oclusal y orientada mesiolateralmente (fig. VI. 2 A, B, C); esta misma disposición se observa en *C. munozi* (fig. VI. 4 E)

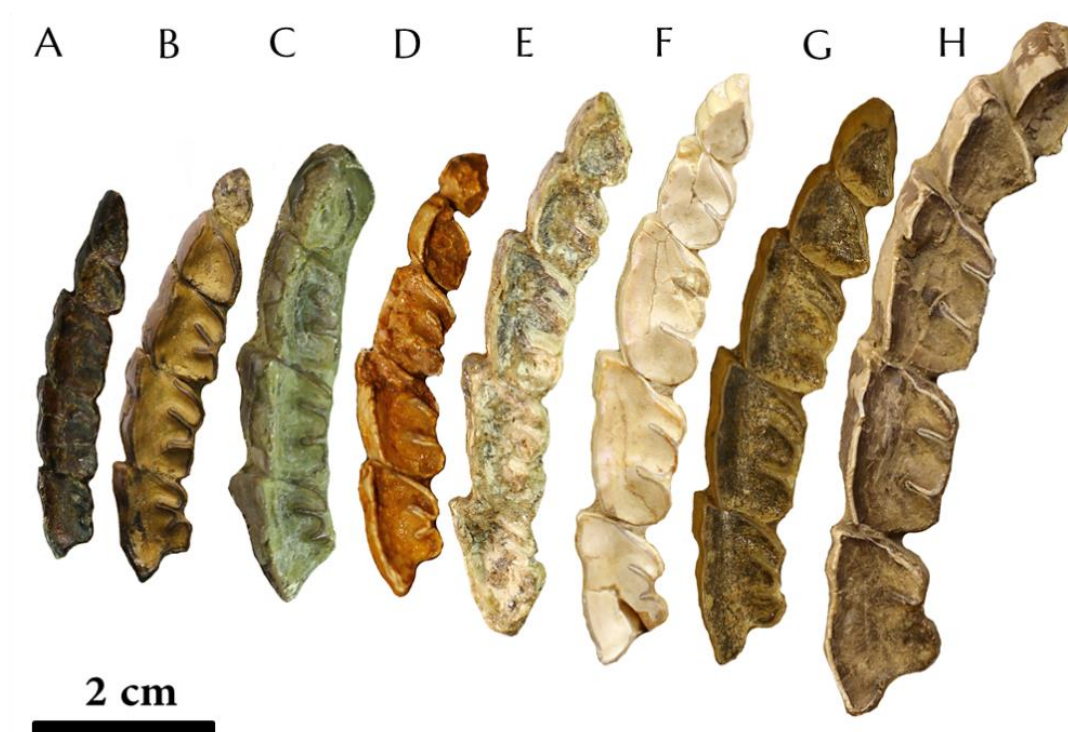


Figura VI. 4. Series premolares y molares superiores de taxones de la subfamilia Mesotheriinae. **A.** P3-M3 derechos de *Eotypotherium chico* (SGO PV 5157, holotipo); **B.** P3-M3 de *Altitypotherium chucalense* (SGO PV 4100, holotipo); **C.** P4-M3 de *Altitypotherium paucidens* (SGO PV 4038, holotipo); **D.** P3-M3 de *Microtypotherium choquecotense* (MNHN Bol V 11708=GB002, holotipo); **E.** P3-P4-M3 de *Caragutypotherium munozi* (SGO PV 22500, holotipo); **F.** P3-P4-M3 Indet sp. (MNHN Bol V 11753= GB 100); **G.** P3-M3 de *Plesiotypotherium achirensense* (MNHN.F.ACH 20, paratipo); **H.** P3-M3 de *Plesiotypotherium casirensense* (MNHN Bol V 11675).

En el ejemplar MNHN Bol V 3349 de *M. choquecotense*, se observan los P3 y P4 sin desgaste y con cúspides afiladas en el borde labial y un pequeño surco también labial que desaparece prontamente hacia la base (Gomes Rodrigues *et al.*, 2017b) pero que no permanece. Con el desgaste, ambos dientes presentan una matriz sin pliegues con un parastilo y un pliegue del parastilo bien marcados, salvo en la especie *T. chasicensis* en el cual esas características están ausentes o muy poco desarrolladas. Las variaciones de tamaño entre los P3 son muy marcadas entre los taxones

(tabla 2, figs. 3 y 4 del anexo II). El **P4** en los géneros *Pseudotypotherium* y *Mesotherium* géneros es siempre bilobulado, la forma del pliegue puede variar de diversas formas. La forma más común es un pliegue lingual simple en la matriz dentaria generalmente orientada mesiolabialmente (MPCB 64 78). En ocasiones en la parte más interna del diente, puede aparecer un pequeño lóbulo interior en la matriz dentaria y en forma de “Y” (el ejemplar MPCB 64-78, presenta ambas características en los P4 derecho e izquierdo respectivamente). Otro morfotipo consiste en que el pliegue este abierto en su parte labial y por lo tanto tenga forma de “V” (especimen MPCB 64-55 de *Ps. maendrum*; Fig. VI. 5), lo que se interpreta como un P4 poco desgastado. En el holotipo de la especie *Ps. subinsigne* (MACN PV 8469), el P4 izquierdo presenta un pliegue lingual transversal y no oblicua como en la mayoría de los taxones anteriormente descritos. Las diferencias de tamaños se muestran en la tabla 3, figs. 5 y 6 del anexo II.

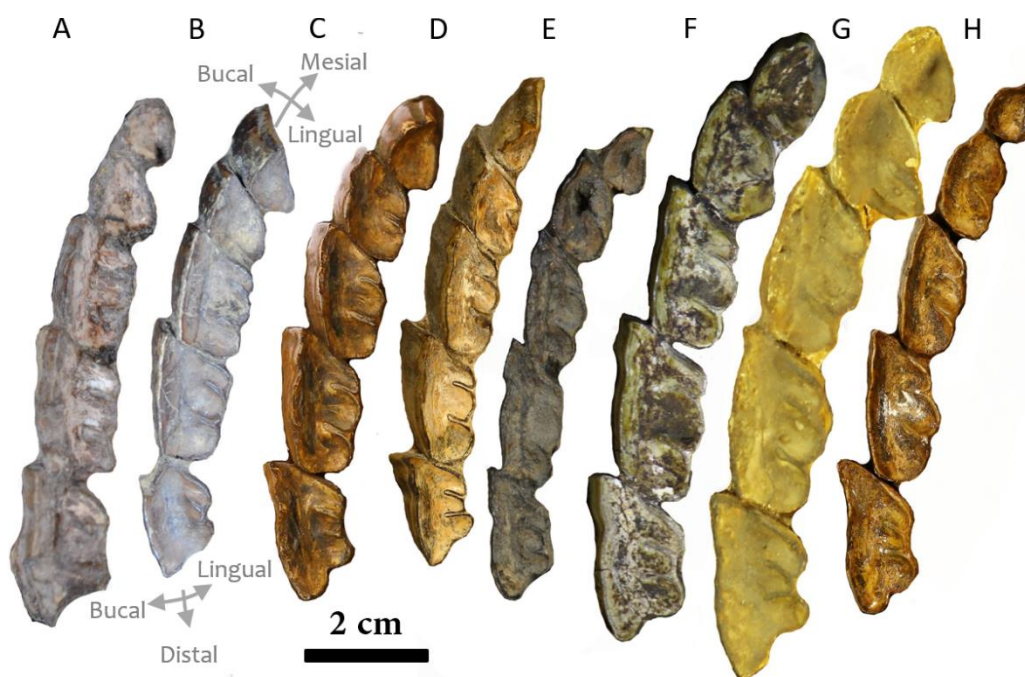


Figura VI. 5. Series premolares y molares superiores de los taxones de la subfamilia Mesotheriinae. **A.** P3-M3 derechos de *Tyotheriopsis chasicensis* (MLP 12-1666, holotipo); **B.** P3-M3 de *Tyotheriopsis chasicensis* (= *Tyotheriopsis silveirai* MLP 36-XI-10-2, holotipo); **C.** P4-M3 de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 2925); **D.** P3 (recién erupcionado) M3 de *Pseudotypotherium maendrum* (MPCB 64-55); **E.** P3-M3 de *Pseudotypotherium maendrum* (= *Ps. pseudopachygnathum*, AMNH 14509); **F.** P3-M3 de *Pseudotypotherium subinsigne* (MACN PV 8469, holotipo); **G.** P3-M3 de *Pseudotypotherium subinsigne* (MLP 65-VII-29-33); **H.** P3-M3 de *Mesotherium cristatum* (MPCB 64 78).

Los molares **M1-M3** de los mesoterinos tienen una conformación característica y claramente diferenciable dentro de orden Notoungulata, con una clara organización en tres lóbulos que corresponden, mesialmente a distalmente a protolofo, crochet-crista2 y metalofo respectivamente (fig. VI.6). La mayoría de los géneros poseen un parastilo y un surco del parastilo marcado en todos los molares, únicamente ausente o ligeramente marcado en *Tyotheriopsis chasicensis*. El carácter más distintivo de los molares de los mesoterinos sería el nivel de exposición lingual de la crista 2-crochet, especialmente del M1-M2, y de la curvatura del ectolofo. En la subfamilia Mesotheriinae se observa que el M3 erupciona anteriormente a los premolares

definitivos (Gomes Rodrigues *et al.*, 2017b). El M3 una vez que ha erupcionado muestra un metastilo muy poco desarrollado o inicialmente ausente, que con el desgaste pasa a estar más desarrollado distalmente (Fig. VI. G y H). Esto ocurre en todos los mesoterinos, por lo que el grado de desarrollo del metastilo del M3 se identifica como un índice de la edad del individuo (Fig. 25 O Anexo II), aunque en los géneros *Pseudotypotherium* o *Mesotherium* incluso en individuos juveniles el metastilo del M3 se encuentra desarrollado, lo que se interpreta como una variación heterocrónica en la erupción de los molares.

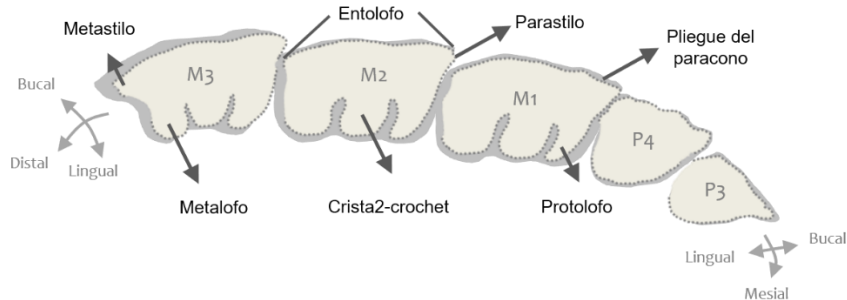


Figura VI. 6. Serie molar y premolar superior definitiva (P3-M3) de *Plesiotypotherium achirens*, con la nomenclatura dentaria empleada. Imagen sin escala.

En los molares superiores, el borde bucal del ectolofio suele ser cóncavo labialmente mientras que en algunos ejemplares de *Ps. maendrum* (MACN A 1665 y MACN PV 7907) y en *Me. cristatum*, el metallofo del M3 es convexo labialmente y en los tres molares, el parastilo está fuertemente orientado labialmente. El ángulo entre el borde bucal del entolofio y el borde mesial del **M3** es mucho más agudo en *Pseudotypotherium* y en *Mesotherium* que en los demás taxones de la subfamilia. Además de los tres lóbulos linguales, está presente un cuarto lóbulo (el metastilo) en el borde distal (fig. VI.5). Asimismo, ejemplares con metastilo poco desarrollado o sin metastilo (en el espécimen MNHN Bol V 3325 de *P. achirens*) serían juveniles o subadultos (fig. VI. 7). En este sentido, los análisis indican una diferencia heterocrónica entre los taxones *M. choquecotense*, *Pl. achirens* por un lado y en *E. lehmannitschei* y en los géneros *Pseudotypotherium* y *Mesotherium* por otro. Estas inferencias son explicadas en la sección secuencias de erupción dentaria y heterocronía. Las diferencias de tamaños de los molares superiores M1, M2 y M3 se muestran en la tabla 4, figs. 7 y 8; tabla 5, figs. 9 y 10, tabla 6, figs. 11 y 12 del anexo II; estas muestran una mayor variación de tamaño en el M1 y M2 mientras que se solapan fuertemente en el M3.

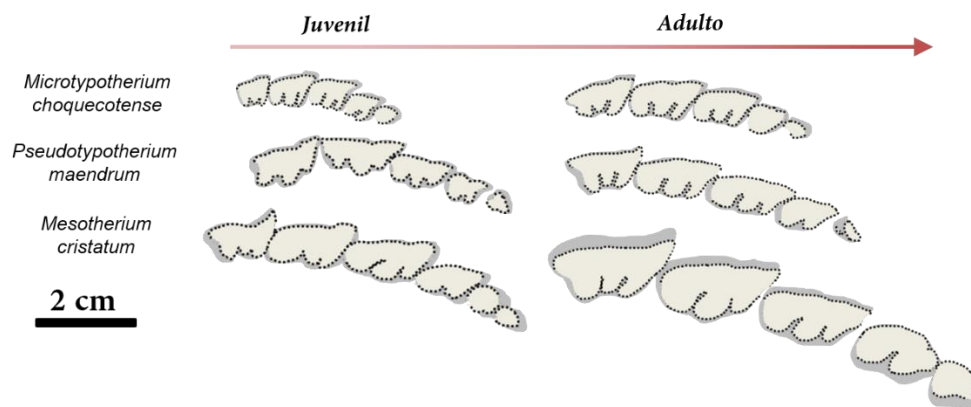


Figura VI. 7. Patrones de desgaste de la dentición superior en taxones de la subfamilia Mesotheriinae. *Microtypotherium* cf. *choquecotense* juvenil (DP3, DP4, M1-M3 derechos; MNHN Bol V 6353) y adulto (P3-M3 derechos; MNHN Bol V 33930); *Pseudotypotherium maendrum* juvenil (DP2, DP3, DP4, M1-M2 derechos; MACN PV 9531) y adulto (P3-M3 derechos; CB B 51.22); *Mesotherium cristatum* juvenil (DP2, DP3, DP4, M1-M3 derechos; MACN PV 2037) y adulto (P3-M3 derechos; MPCB 64 78).

El grado de imbricación dentaria fue propuesto por Francis (1965) como un método fundamental para diferenciar algunos géneros de mesoterinos. Posteriormente Villarroel (1974a) lo determina formalmente y es un método ampliamente usado por otros autores (Cerdeño *et al.*, 2001; Flynn *et al.*, 2005; Townsend y Croft, 2010; Reguero y Castro, 2004). El grado de imbricación dentaria corresponde al ratio de la longitud desde el borde lateral del parastilo del M2 hasta el borde lingual del protolofo dividido entre la anchura bucolingual del metalofo del M1 (entre sus bordes labial y lingual). Este índice es mucho más acusado tanto en *Pseudotypotherium* y *Mesotherium* que en los demás géneros. En mesoterinos, la disposición del esmalte en los molares es en la cara lingual y labial. En *Plesiotypotherium casirensense*, el esmalte se encuentra en todo el perímetro, pero extremadamente delgado en el caso de las cara mesial y distal.

B. DENTICIÓN INFERIOR

Los *i1* son variables en cuanto a su forma oclusal. En los géneros *Altitypotherium*, *Microtypotherium* y *Eutypotherium*, el *i1* tiene una forma ovalada con una mayor anchura bucolingual en la parte media del diente. En *Plesiotypotherium achirensense*, *Pl. casirensense*, *Typotheriopsis* y *Pseudotypotherium*, los *i1* son marcadamente triangulares y de mayor anchura en el borde distal. Villarroel (1978) indica un *i1* oval para *Plesiotypotherium minus* (GB 228, holotipo desaparecido), característica compartida por el ejemplar de *Pl. cf. minus* MNHN Bol V 3326 que proviene de Achiri. Desafortunadamente el ejemplar de *Pl. cf. minus* (MNHN Bol 6510) carece de *i1* (Croft 2006), aunque se puede apreciar una raíz no ovalada sino pseudotriangular. El *i1* de '*Plesiotypotherium*' sp. (MNHN Bol 11753 = GB 228) es alargado mesiodistalmente y de anchura bucolingual constante. *Mesotherium cristatum* tiene un *i1* muy alargado mesiodistalmente con una pequeña depresión lingual próxima al borde distal.



Figura VI. 8. i1 en vista oclusal de los taxones de la familia Mesotheriidae. **A.** i1 derecho sin desgaste de *Trachytherus alloxus* (MNHN Bol V 6906); **B.** i1-i2 izquierdos de *Trachytherus alloxus* (MNHN.F.SAL 292), imagen especular; **C.** i1-i2 izquierdos de *Altitypothierium paucidens* (SGOPV 4101, paratipo), imagen especular; **D.** i1-i2 izquierdos de *Eutypotherium lehmannitschei* (MACN A 10347a), imagen especular; **E.** i1-i2 izquierdos de *Caraguatypotherium munozj* (SGOPV 22500, holotipo), imagen especular; **F.** i1-i2 derechos de *Typotheriopsis chasicoensis* (MLP 12-1666, holotipo); **G.** i1-i2 derechos de *Typotheriopsis internum* (FMNHN P 14408); **H.** i1-i2 de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH 20); **I.** i1-i2 de *Plesiotypotherium* cf. *minus* (MNHN Bol V 3326); **J.** i1-i2 derechos de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH. 37), imagen especular; **K.** i1-i2 derechos de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 11675); **L.** i1-i2 izquierdos de *Pseudotypotherium maendrum* (= *Ps. pulchrum*, MACN A 10299, holotipo), imagen especular; **M.** i1-i2 izquierdos de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN A 10287), imagen especular; **N.** i1-i2 derechos de *Pseudotypotherium maendrum* (MLP 12-1779); **O.** i1-i2 derechos de *Pseudotypotherium subinsigne* (MLP 82-VII-15-1); **P.** i1-i2 derechos de *Mesotherium cristatum* (= *M. angustirostrum*, MACN PV 6040).

En los mesoterinos la forma de los i1 en individuos juveniles tiene un fuerte aumento de tamaño hacia la base de la raíz como en el espécimen MACN A 10278 *Pseudotypotherium maendrum* y el espécimen MNHN Bol V 12664 de *Pl. achirens*. En el género *Pseudotypotherium* aparece un surco lingual restringido en la parte medial del diente. En *Me. cristatum* el amplio surco lingual ocupa la mayor parte del borde lingual (fig.VI.8). *Pseudotypotherium maendrum* es el único taxón que muestra una concavidad distal del i1 en el que entra el i2 en los ejemplares adultos. No se identifican i1 deciduales para ningún taxón de la subfamilia Mesotheriinae. El análisis de las medidas del i1 se pueden observar en la tabla 7, figs. 13 y 14 del anexo II.

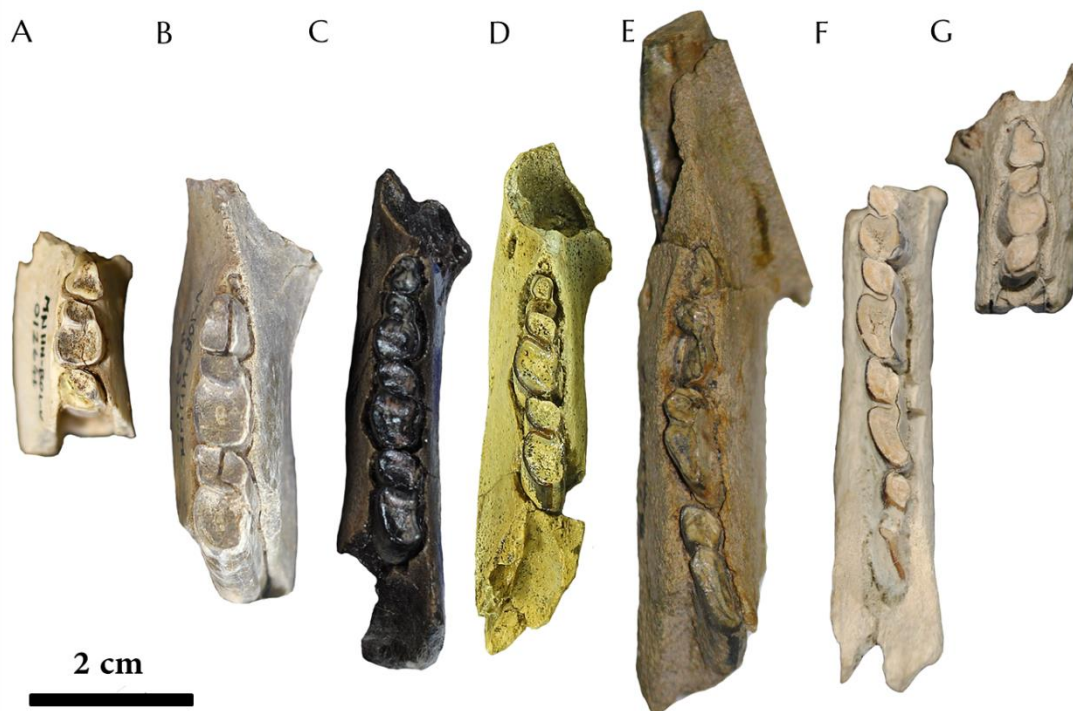


Figura VI. 9. Serie premolar y molar de especímenes juveniles o preadultos de la subfamilia Mesotheriinae. **A.** dp3, dp4, izquierdos de *Plesiotypotherium achirens* MNHN Bol V 12641; **B.** dp3 (reabsorbido), p4, m1, m2 izquierdos de *Plesiotypotherium achirens* MNHN Bol V 12664; **C.** dp3, p4, m1, m2 izquierdos de *Eutypotherium* cf. *lehmannitschei* MLP 12-2323; **D.** dp3 (reabsorbido), p4, m1, m2 derechos de *Eutypotherium* cf. *lehmannitschei*; **E.** i1, dp3, dp4 m1, m2 izquierdos *Plesiotypotherium maendrum* MACN A 10278a; **F.** dp4, m1, m2, m3 derechos y **G.** dp3, dp4, m1 fragmentado izquierdos de *Pseudotypotherium 'carhuense'* (MLP 37-III-7-1, holotipo).

Los **i2** varían en todos los ejemplares y suelen ser de forma oval a redondeada. El esmalte aparece en las caras labial y lingual sin conexión entre sí en *Pl. achirens*, en *Pl. casirens* y en el ejemplar MNHN Bol V 3326 de *Pl. cf. minus* mientras que en *Microtypotherium choquecotense* aparece tan solo en la cara labial. En *Caraguatypotherium munozi* y en *Typotheriopsis chasicensis*, el esmalte está presente en todo el perímetro. No se identifican i2 deciduales para ningún taxón de Mesotheriinae. El análisis de las medidas del i2 se pueden observar en la tabla 8, figs. 15 y 16 del anexo II, identificándose una gran variación de la medida BLW especialmente en los géneros derivados *Pseudotypotherium* y *Mesotherium*.

Los **dp3** se asemejan a p4 definitivos debido en su forma en *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12641, fig. VI.9 A) cuyo esmalte es extremadamente delgado. En ejemplares de *Eutypotherium lehmannitschei* (MLP 12-2323, fig. VI.9 C), el dp3 además se reduce fuertemente en anchura y longitud hacia la raíz. Los dp3 erupcionan y finalmente no se sustituyen por un p3 definitivo, en ese momento transicional puede observarse en algunos ejemplares el dp3 reabsorbido (fig. VI.9 B, C). En los ejemplares del género *Pseudotypotherium* tales como: *Ps. maendrum*, fig. VI.9 E; *Ps. maendrum*; fig. V.9 N; fig. VI.9 G el dp3 presenta un pliegue lingual mucho más marcado que en los taxones anteriormente indicados. El dp3 que presenta el ejemplar de *Ps. maendrum* (= *Ps. pulchrum*; MACN A 10299, presenta dos pliegues en la cara labial (fig. VI. 10 N). En el neotipo del ejemplar (MCNAM-PV 3648) de la especie *Rusconitherium mendocense* Cerdeño *et al.* en prensa, interpreto que se

trata de un ejemplar con dp3, debido a la ausencia de esmalte en esta pieza y a su fuerte reducción mesiodistal y bucolingual hacia la base dentaria.

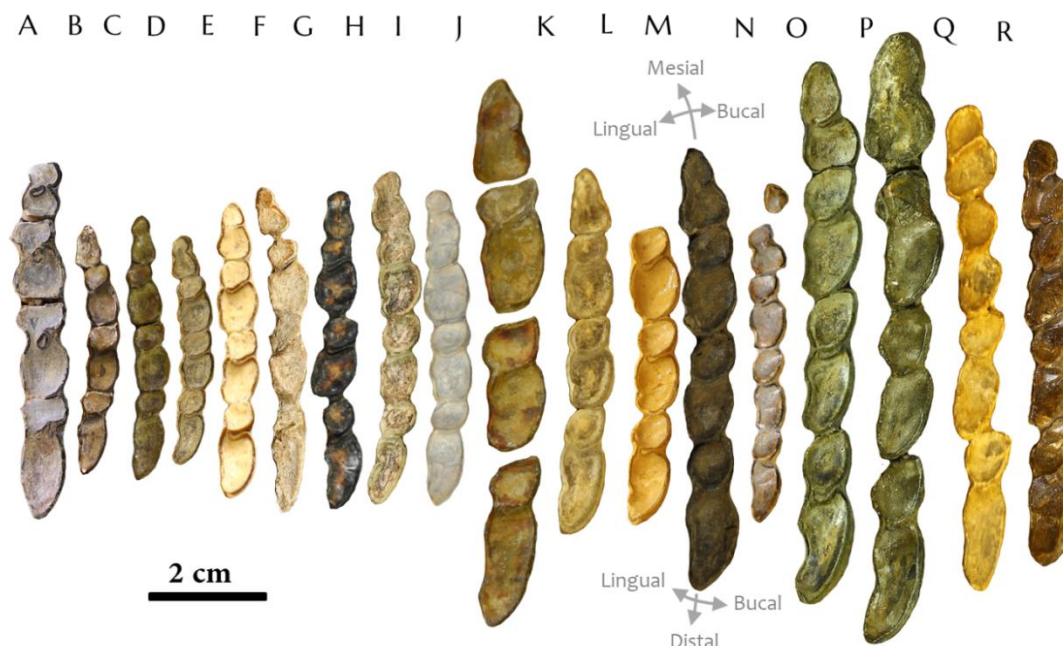


Figura VI. 10. Serie premolar-molar inferior de la familia Mesotheriidae. **A.** p4-m3 de *Trachytherus alloxus* (MNHN Bol V 11529); **B.** p4-m3 derechos de *Altitypothierium chucalense* (SGO PV 4100, holotipo); **C.** p4-m3 derechos de *Altitypothierium paucidens* (SGO PV 4101, paratipo); **D.** p4-m3 izquierdos de *Microtypotherium choquecotense* (MNHN Bol V 3413), imagen especular; **E.** p4-m3 derechos de *Plesiotypotherium minus* (MNHN Bol V 3326); **F.** p4-m3 derechos de *Plesiotypotherium minus* (MNHN Bol V 6510, hipotipo); **G.** p4-m3 derechos de *Eutypotherium choquecotense* (MLP 12-1701, holotipo); **H.** p4-m3 derechos de *Caraguatypotherium munozzi* (SGO PV 22500, holotipo); **I.** p4-m3 derechos de *Typotheriopsis chasicensis* (MLP 67-XII-27-1); **J.** p4-m3 derechos de *Typotheriopsis internum* (FMNH P 14452); **K.** p4-m3 de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F. ACH 26, holotipo); **L.** p4-m3 de Indet sp. (MNHN Bol 11753=GB 100); **M.** p4-m3 derechos de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol 11675); **N.** dp3, dp4?-m3 derechos de *Pseudotypotherium maendrum* (= *Ps. pulchrum*; MACN A 10299); **O.** p4-m3 derechos de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN A 5789); **P.** p4-m3 derechos de *Pseudotypotherium insigne* (MLP 12-1678, holotipo); **Q.** p4-m3 de *Mesotherium cristatum* (= *M. pachygnatum* MNHN.F. PAM 263, holotipo); **R.** p4-m3 derechos de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 180, paratipo).

Los **dp4** son bilobulados en vista oclusal y presentan la superficie mesial plana en la que contacta el dp3 (fig. VI. 9 A, C, E, F, G; fig. VI. 10. N), son finalmente sustituidos por el p4 definitivo.

Los **p4** se caracterizan por tener un lóbulo mesial muy poco ensanchado bucolingualmente y un lóbulo distal más ancho. La forma del pliegue lingual del p4 varía de la siguiente forma: (i) forma una concavidad lingual simple en los taxones *Altitypothierium chucalense* y *Eutypotherium lehmannitschei*; (ii) forma un vértice agudo en *Plesiotypotherium achirens*; (iii) presenta un pliegue agudo labial que entra en la matriz y otro cóncavo lingualmente en *Plesiotypotherium casirens*, *Caraguatypotherium munozzi*, *Pseudotypotherium* y *Mesotherium*. En *Typotheriopsis chasicensis*, este pliegue puede variar desde una concavidad poco marcada labial o a que esté presente en la matriz lingual, al igual que ocurre en *Plesiotypotherium achirens* y *Eutypotherium lehmannitschei*.

Los molares inferiores **m1-m3** presentan una conformación constante en la familia Mesotheriidae. Se identifican por la presencia de un reducido trigónido mesial y un talónido distal separados por un pliegue labial de esmalte orientado distolingualmente (fig. VI. 11). El talónido es más ancho bucolingualmente que el trigónido. En general en toda la subfamilia Mesotheriinae, la anchura del m1 suele ser mayor a la del m2 y esta mayor al m3. En cuanto a la longitud mesiodistal, el m1 es menor que el del m2 y este menor que el m3, tal y como ocurre en la longitud del talónido. Por el contrario la longitud del trigónido es mucho más constante (fig. VI. 10). El análisis de las medidas de los molares inferiores muestra un gran solapamiento entre los distintos taxones (tabla 10, figs. 19 y 20; tabla 11, figs. 21 y 22; tabla 12, figs. 23 y 24 del anexo II).

En todos los taxones, el borde lingual del talónido marca el borde lingual del diente en los molares (fig. VI. 10 A-O; P-R), salvo en *Ps. insigne* que el borde lingual del diente lo establece el trigónido (fig. VI. 10 P).

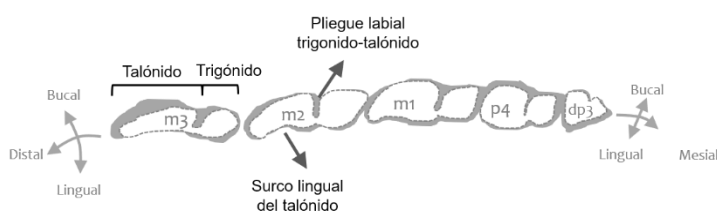


Figura VI. 11. Serie molar y premolar inferior decidual (dp3) y definitiva (p4-m3) y de la subfamilia Mesotheriinae, con la nomenclatura dentaria empleada. Sin escala.

C. SECUENCIAS DE ERUPCIÓN DENTARIA y HETEROCRONÍAS

En la familia Mesotheriidae, se encuentran dos patrones básicos de erupción dentaria. Por un lado en la subfamilia Trachytheriinae, los premolares definitivos erupcionan antes que los molares (Billet *et al.*, 2011, Gomes Rodrigues *et al.*, 2017a), contrariamente a lo que pasa en la subfamilia Mesotheriinae (Gomes Rodrigues *et al.* 2017a). En la subfamilia Mesotheriinae en base a la amplia muestra dentaria analizada (anexo I), se observan dos patrones de erupción diferenciados.

a. El patrón de erupción más basal de la subfamilia Mesotheriinae se encuentra en las especies del Mioceno *Microtypotherium choquecotense*, *Eutypotherium lehmannitschei* y *Plesiotypotherium achirensense*, en el **maxilar** los molares superiores erupcionan antes que los premolares definitivos. En estados juveniles, se puede observar la serie molar superior completa —M1-M3; el M3 es el último en erupcionar—, compartida con la presencia del DP4, marcadamente bilobulado, nunca trilobulado y del DP3 que *a posteriori* son sustituidos por los P4 y P3 definitivos. No se ha observado sustitución en los incisivos I1- I2. En el caso de la **mandíbula** en estadios juveniles, se comparte la presencia de la serie molar completa m1-m3 (el m3 es el último en erupcionar) con p4 y dp3. Finalmente, el dp3 es el último diente decidual en desaparecer en toda la dentición de forma que en muchos casos se muestra un alveolo del p3 reabsorbido (fig. VI.9 B-D). La secuencia de erupción basal de la subfamilia aparece en la fig. VI. 12 A.

b. El patrón de erupción más derivado es el que muestran las especies del Plioceno y Pleistoceno *Ps. maendrum* y a *Me. cristatum*. Este se identifica por las siguientes características: En el caso del **maxilar** en estadios juveniles hay presencia de DP2, DP3 y DP4 es compartida con la presencia de los tres molares (M1-M3). Por lo que la permanencia del DP2 y el DP3 se mantiene por mucho más tiempo que en el patrón basal de la subfamilia incluso sin evidencia directa de DP2 en estas (tan solo hay evidencia de un alveolo para el DP2 en el caso de *M. choquecotense* MNHN Bol V 3349; Gomes Rodriguez, 2017b). Otra característica es que el DP4 en *Pseudotypotherium* tiene una forma inicialmente molariforme trilobulado, que cambia ostensiblemente de forma durante el desgaste (pasa a ser bilobulado) (fig.VI.3). En la **mandíbula** el p4 definitivo aparece una vez que ya han erupcionado los molares. La secuencia de erupción diferencial en la subfamilia aparece en la Fig. VI. 12 B.

En estudios anteriores ya se han indicado diferencias heterocrónicas dentarias entre ambas subfamilias, como por ejemplo que el patrón trilobulado de la subfamilia Mesotheriinae se identificaría como una heterocronía de tipo pedomórfica (los descendientes muestran características propias de los juveniles de los ancestros). Esta característica está presente en individuos juveniles de *Trachytherus*, que sería miembro de la subfamilia Trachytheriinae y por lo tanto ancestral, pero no en los adultos (Gomes Rodrigues *et al.*, 2017b).

Algunas de las diferencias observadas en los patrones de erupción en la subfamilia Mesotheriinae pueden ser consideradas como heterocronías, de tipo pedomórfico. Para plantear esto adecuadamente se considera el patrón diferencial entre las especies basales *Mi. choquecotense*, *Eu. lehmannitschei* y *Pl. achirensis* y por el otro lado las especies más derivadas de la subfamilia. En los ejemplares preadultos de los taxones derivados se observa que la presencia de diente decidual DP2 se mantiene por más tiempo, mientras que en ejemplares de *Mi. choquecotense* el DP2 desaparece muy tempranamente (ver Gomes Rodrigues *et al.*, 2017b). Esto es así siempre y cuando se asuma que las especies de la subfamilia Mesotheriidae desarrollarían la papila dentaria del DP2 al mismo tiempo.

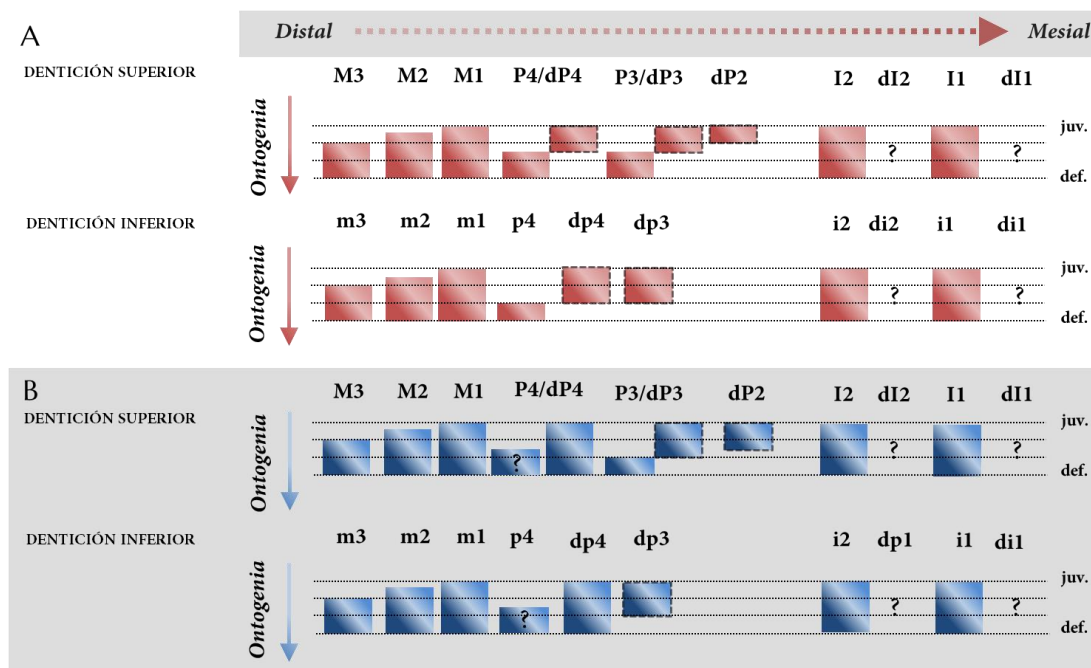


Figura VI. 12. Secuencia de erupción dentaria del maxilar y de la mandíbula en la subfamilia Mesotheriinae. **A.** Es la secuencia de erupción que muestran *Microtypotherium choquecotense* y *Plesiotypotherium achirens*. **B.** Es la secuencia de erupción que muestran *Pseudotypotherium maendrum* y *Mesotherium cristatum*. Los dientes deciduales se muestran en línea discontinua. Abreviaturas: juv., dentición juvenil; def., dentición definitiva.

D. CONCLUSIONES

a. La morfología y el tamaño de los I1 de los mesoterinos es un buen indicador de los distintos mesoterinos entre sí, especialmente a nivel genérico. También la forma del i1 pero no su tamaño.

b. Los premolares y molares superiores de los distintos mesoterinos son muy variables en cuanto al tamaño, lo cual ha sido comparado especialmente en amplios números de muestra entre taxones. De forma general el carácter más distintivo de los molares en mesoterinos sería el nivel de exposición lingual de la crista 2-crochet (especialmente del M1-M2), y en los taxones más derivados la curvatura del ectolofo. El ratio entre longitud mesiodistal y bucolingual del M1 y M2 permite diferenciar algunos taxones entre sí (*Plesiotypotherium achirens*, *Eutypotherium* y *Typotheriopsis chasicensis* de *Pseudotypotherium* y *Mesotherium*), pero se identifican algunos solapamientos entre los valores por ejemplo taxones basales (fig. 8. anexo II), taxones miocénicos (*Altitypotherium* y *Plesiotypotherium minus*, *Microtypotherium*), y taxones pliocenos y pleistocenos (*Pseudotypotherium* y *Mesotherium*) (fig. 8, 9, 10 y 11 anexo II). Los resultados del ratio MDL/BLW para el M3 son mucho menos resolutivos (fig. 12. Anexo II). Probablemente está relacionado con el hecho de que una mayor prolongación distal del metastilo (lóbulo distolabial), del M3, identifica una mayor edad del individuo.

c. Los análisis del ratio MDL/BLW realizados sobre la dentición inferior (i1, p4, m1, m2, m3) informan sobre un mayor solapamiento de medidas y por lo tanto menor diferenciación a nivel genérico que las medidas de la dentición superior.

d. Existen características heterocrónicas pedomórficas en los taxones derivados, tanto a nivel intersubfamiliar (presencia de trilobulación lingual de molares superiores), como a nivel de la subfamilia Mesotheriinae (presencia por más tiempo del premolar DP2).

CAPÍTULO VII

Descripción anatómica craneal, mandibular
y del esqueleto poscraneal de distintos
taxones de la familia Mesotheriidae y
reconstrucción paleobiológica de
Plesiotypotherium achirense

En este capítulo se analiza fundamentalmente el esqueleto craneal, mandibular y poscraneal de la especie *Plesiotypotherium achirensense*, por ser la especie con una muestra más completa del esqueleto craneal, mandibular y poscraneal, cuyos restos se comparan con los huesos de los demás mesoterios. El cráneo, la mandíbula y la dentición de *Plesiotypotherium achirensense* además de algunos elementos del esqueleto poscraneal (atlas, axis, húmero, radio, ulna, fémur, tibia, calcáneo, astrágalo y navicular) fueron originalmente descritos por Villarroel (1972, 1974a). Las descripciones originales fueron realizadas de forma general. En este apartado se procede a ampliar las descripciones originales y a informar de forma novedosa de otras estructuras óseas.

En el anexo III aparecen figurados algunas comparaciones craneales y mandibulares de algunos mesoterinos, y además figuras de todos los huesos del miembro anterior y del miembro posterior en todas las vistas. Para un mejor reconocimiento se procede a ilustrar todos los huesos como si se tratasen de huesos derechos, en el caso de ser izquierdos se procede a figurarlos especularmente.

A. CRÁNEO Y MANDÍBULA

a. Cráneo

En la vista dorsal se observan unos nasales alargados con bordes laterales rostralmente convergentes. El borde rostral del maxilar sobrepasa rostralmente a los premaxilares (Villarroel, 1972, 1974a). El borde caudal de los nasales es cóncavo, redondeado a cada lado de la línea media y con presencia de intrusión rostral del hueso frontal en la línea media (fig. VII. 1).

El borde caudal de los nasales se sitúa a la altura media de las órbitas. Los bordes laterales del frontal se abren laterocaudalmente y forman por encima de la órbita el proceso cigomático del hueso frontal —también llamado apófisis posorbitaria o proceso supraorbital—. Estos procesos llegan a cubrir laterodorsalmente la órbita. El borde más lateral de estos procesos termina en un borde romo en la mayoría de taxones, mientras que en *Pseudotypotherium maendrum*, generalmente termina de forma aguda. El borde caudal de la triple sutura premaxilofrontolacrimal se encuentra ubicado caudodorsalmente al lacrimal en los mesoterinos (Billet *et al.*, 2011). El borde rostral del hueso frontal contacta lateralmente con el nasal hasta llegar a la sutura triple anteriormente descrita. En los bordes laterales craneales se destacan unos fuertes arcos cigomáticos y el borde rostral de estos se sitúa a aproximadamente a la altura de los lacrimales.

En los mesotéridos el borde rostral del arco cigomático varía en angulación respecto al borde lateral del premaxilar de la siguiente forma: (i) angulación poco marcada en traquiterinos (*Trachytherus alloxus*, *T. ramirezi* y *T. spegazzinianus*) y en los mesoterinos (*Eotypotherium*, *Altitypotherium*,

Microtypotherium choquecotense, *Plesiotypotherium achirensense*, *Pl. casirensense*, *Eutypotherium* y *Typotheriopsis*); (ii) fuertemente angulado y prácticamente perpendicular a la línea sagital en *Caraguatypotherium casirensense*, *Pseudotypotherium maendrum* y *Mesotherium cristatum*. Estos dos últimos taxones pueden ocasionalmente desarrollar un borde rostral cóncavo (fig. 1. Anexo III).

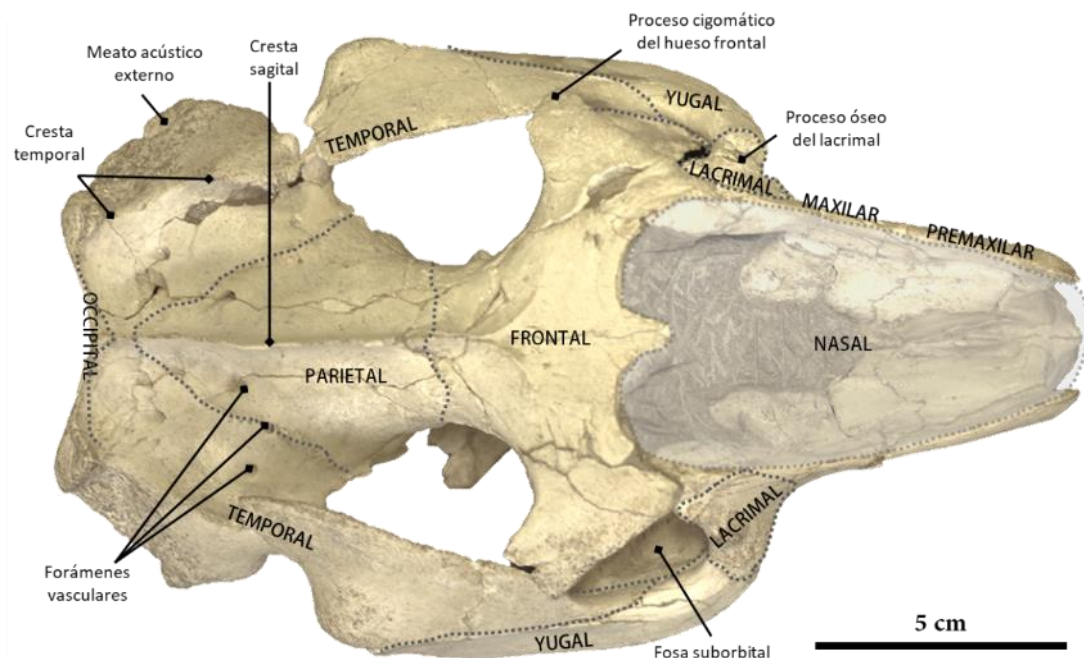


Figura VII. 1. Cráneo de *Plesiotypotherium achirensense* MNHN.F.ACH 26, holotipo) del Mioceno superior del yacimiento de Achiri, Bolivia; en vista dorsal y localización de las estructuras y las suturas óseas.

En vista dorsal el borde caudal de los procesos cigomáticos del hueso frontal converge medialmente hasta llegar a la sutura con el parietal. Los bordes laterales de los parietales divergen se orientan caudolateralmente, de forma que la parte medial del cráneo adquiere una característica forma de reloj de arena; que si se compara con otras familias de notoungulados la mayor semejanza en este tipo de región sería con el notostilópido *Notostylops escaridus* (ver Simpson, 1932).

La fosa temporal, *fossa temporalis*, es una amplia zona excavada que se sitúa entre el borde caudal del frontal, el parietal, lateralmente el temporal y caudalmente el occipital. Esta zona corresponde al origen del *m. temporalis*. Los bordes caudolaterales del cráneo formados por el epitimpánico suelen ser de planos a ligeramente cóncavos en los mesotéridos. Hay dos excepciones (i) *Trachytherus ramirezi* en el que aparece una fosa dorsal al conducto auditivo externo (ver Shockey *et al.*, 2016) y (ii) en *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo; fig. 1J, 2J y 3J; anexo III) que son fuertemente cóncavos. Esta concavidad está relacionada con un gran tamaño del seno epitimpánico (ver MacPhee, 2014). El borde caudal craneal termina en las crestas nucales del hueso occipital. El parietal y el temporal presentan dorsalmente una serie de forámenes vasculares en disposición irregular (fig. VII. 1).

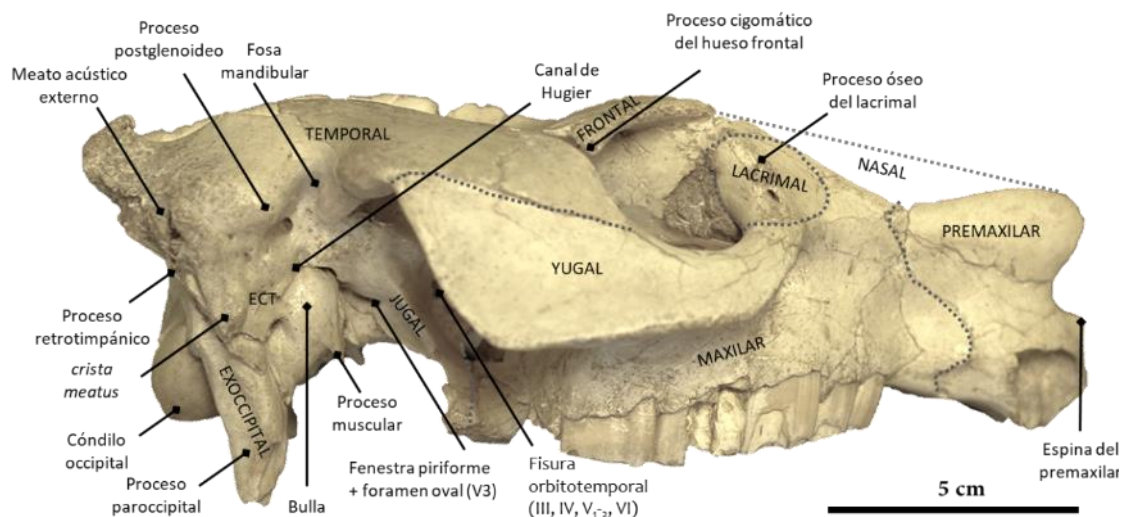


Figura VII. 2. Cráneo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH 26, holotipo) del Mioceno superior del yacimiento de Achiri, Bolivia; en vista lateral y localización de estructuras y suturas óseas. Abreviaturas: ECT, ectotimpánico.

En vista lateral se observa que el hueso premaxilar (*os. incisivum*) de *Plesiotypotherium achirens* es corto con una marcada concavidad rostral (*rostral notch*) cuyo borde caudal se sitúa a la misma altura de los I1 superiores como en los demás mesoterinos, excepto en *Me. cristatum* cuya altura es caudal a la que marca el I1. El premaxilar de los mesotéridos termina rostralmente en la espina del premaxilar, la cual se proyecta dorsoventralmente (fig. VII.2). En *Pl. achirens* y *Pl. casirens*, la sutura del nasal con el maxilar tiene una marcada angulación ventral ubicada a la altura de la sutura maxilo-premaxilar. Esta angulación ventral es menos acusada y más redondeada en *Ps. maendrum*; sin embargo en *Me. cristatum*, el borde ventral está desplazado caudalmente a la altura de los premolares (P3-P4).

Los huesos lacrimales o lagrimales están localizados rostralmente a las órbitas y tienen un marcado proceso óseo con grandes forámenes (Cerdeño *et al.*, 2012). El borde rostral de los lagrimales varía en los mesotéridos de la siguiente forma: (i) cóncavo rostralmente en *Plesiotypotherium achirens*, *Pl. casirens*, *Eutypotherium* y *Typotheriopsis*; (ii) puede variar de cóncavo a convexo en *Ps. maendrum* y (iii) es siempre cóncavo en *Mesotherium cristatum*. El proceso posorbitario en los mesotéridos es plano o ligeramente convexo dorsalmente a la altura del M3, salvo en el caso de *M. cristatum* en el que es marcadamente cóncavo (fig. 2 J. anexo III). El foramen infraorbitario se localiza en el hueso maxilar ventralmente al hueso lacrimal. En *Plesiotypotherium achirens* este foramen varía en forma siendo normalmente oval o redondeado (MNHN Bol V 11775) y también varía en tamaño como en *M. cristatum* en el que está extremadamente reducido o ausente (ver Townsend y Croft, 2010, dónde se indican distintos tamaños del foramen infraorbitario en mesoterinos). La fosa suborbitaria se sitúa en la plataforma infraorbitaria del maxilar. Todos los taxones de la familia Mesotheriidae tienen un foramen infraorbitario marcado con excepción de *Mesotherium cristatum* (que puede ser pequeño o ausente) y de un único ejemplar de *Ps. maendrum* (=

Ps. strictum; MACN PV 7739 holotipo; que carece de este foramen en la órbita derecha pero no en la izquierda). La fosa infraorbitaria varía en mesoterinos de dos formas en relación con el área que ocupa y en su localización de la siguiente forma: (i) amplia y poco profunda en *M. choquecotense* y en los ejemplares juveniles de *Pl. achirensis* (MNHN Bol V 3325 y 11753); (ii) muy profunda y amplia en *Typotheriopsis*, *Eutypotherium*, *Pl. achirensis*, *Pl. casirensis* y *Ps. maendrum*; (iii) profunda y localizada rostralmente en *Pseudotypotherium subinsigne* (MACN PV 8969, holotipo; figura 1 I. anexo III); y (iv) inexistente y ligeramente cóncava dorsalmente en *Me. cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo, figura 1J. anexo III. Francis (1965) indica una fuerte relación entre la presencia de una marcada fosa infraorbitaria con la existencia de un gran foramen infraorbitario. En el caso de la especie *Pl. achirensis* se observa que para un tamaño de fosa infraorbitaria similar hay una gran variabilidad de tamaños del foramen incisivo. Francis (1965) describe un cráneo procedente de la provincia argentina de Catamarca, que carece de fosa infraorbitaria y que tiene un reducido foramen infraorbitario. Estas características serían propias del taxón *Mesotherium cristatum*.

El arco cigomático se compone rostralmente del yugal y caudalmente de la porción yugal del escamoso. Rostralmente los mesoterinos destacan una amplia placa cigomática tal y como ocurre por ejemplo en roedores (Patterson, 1934d). En traquiterinos este carácter es menos marcado que en mesoterinos. La forma de los arcos cigomáticos varía en los géneros que componen la familia Mesotheriidae: (i) presencia de un marcado ángulo ventrocaudal en *Eutypotherium*, *Pl. achirensis*, *Pl. casirensis* y *Typotheriopsis chasicensis* y (ii) presencia de un borde ventrocaudal sin angulación, recto y orientado dorsocaudalmente en *Ps. maendrum*, *Ps. subinsigne* y *Mesotherium cristatum* —en este último taxón, el holotipo parece estar reconstruido y destaca por un arco cigomático marcadamente redondeado en todo su borde ventral, fig. 2. Anexo III.

En la vista ventral los bordes laterales del diastema entre el I1 y P3 son paralelos o pseudoparalelos entre sí en todas las especies de mesotéridos salvo en un ejemplar de *Ps. mandrum* (MACN PV 8010) y en *Me. cristatum* cuyos bordes son divergentes rostralmente. En la familia Mesotheriidae, los bordes del premaxilar son cóncavos ventralmente excepto en *Plesiotypotherium achirensis* y *Pl. casirensis* que se caracterizan por tener una superficie ligeramente aplanada.

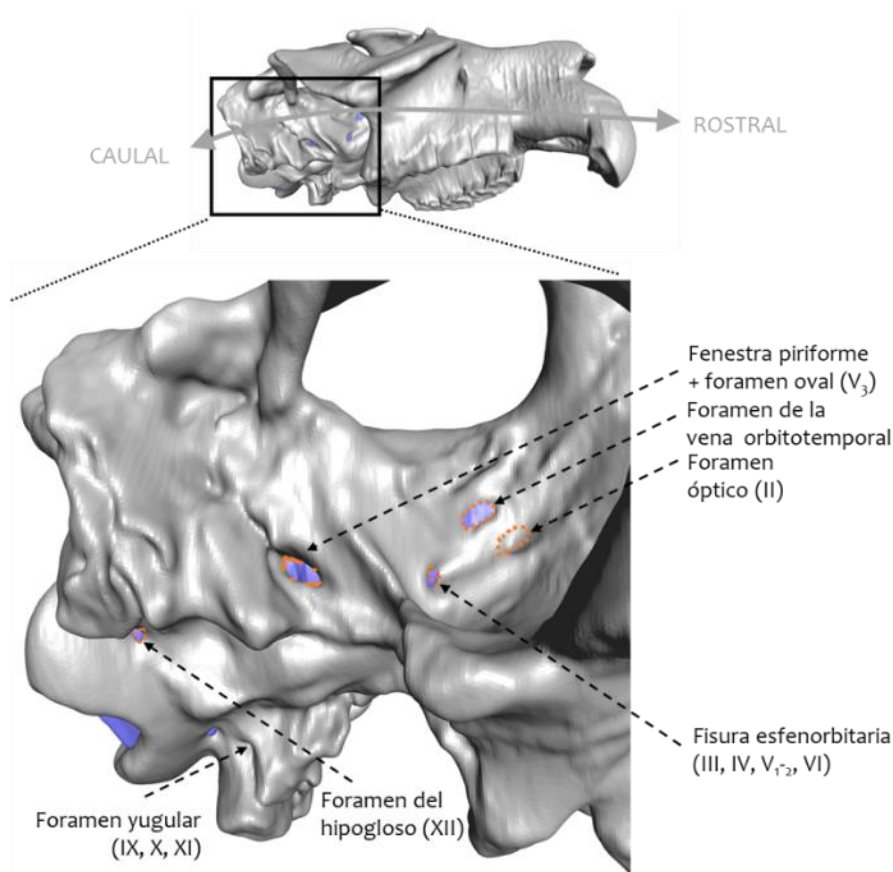


Figura VII. 3. Parte caudal de cráneo en la que se observan los forámenes externos, en vista ventrolateral de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 2925). Figura sin escala.

En vista ventral se observa la presencia del foramen incisivo en el premaxilar. Este foramen varía de las siguientes formas en las especies de mesoterios: (i) forámenes simétricos independientes y separados por un proceso palatino (*processus palatinus*) sin hundir y claramente identificable, como es el caso de los traquiterinos *Trachytherus alloxus*, *T. spegazzinianus* y *T. ramirezi* (ver Billet *et al.*, 2008; Shockey *et al.*, 2016), o presencia de una barra ósea en la línea media (que no es el proceso palatino) como en los mesoterinos *Altitypotherium paucidens* y *Eutypotherium lehmannitschei*; (ii) foramen hundido y que por lo tanto tiene la apariencia de ser uno único, sin evidencia del proceso palatino, presente en los géneros *Plesiotypotherium* y *Pseudotypotherium*; (iii) la forma varía en los bordes laterales del foramen incisivo hundido que pueden ser rostralmente divergentes tal y como es el caso de *M. cristatum*; y por último (iv) variación de la anchura del foramen incisivo respecto a la anchura total del premaxilar en la parte media del incisivo; carácter extremadamente reducido en *Pl. casirensis*.

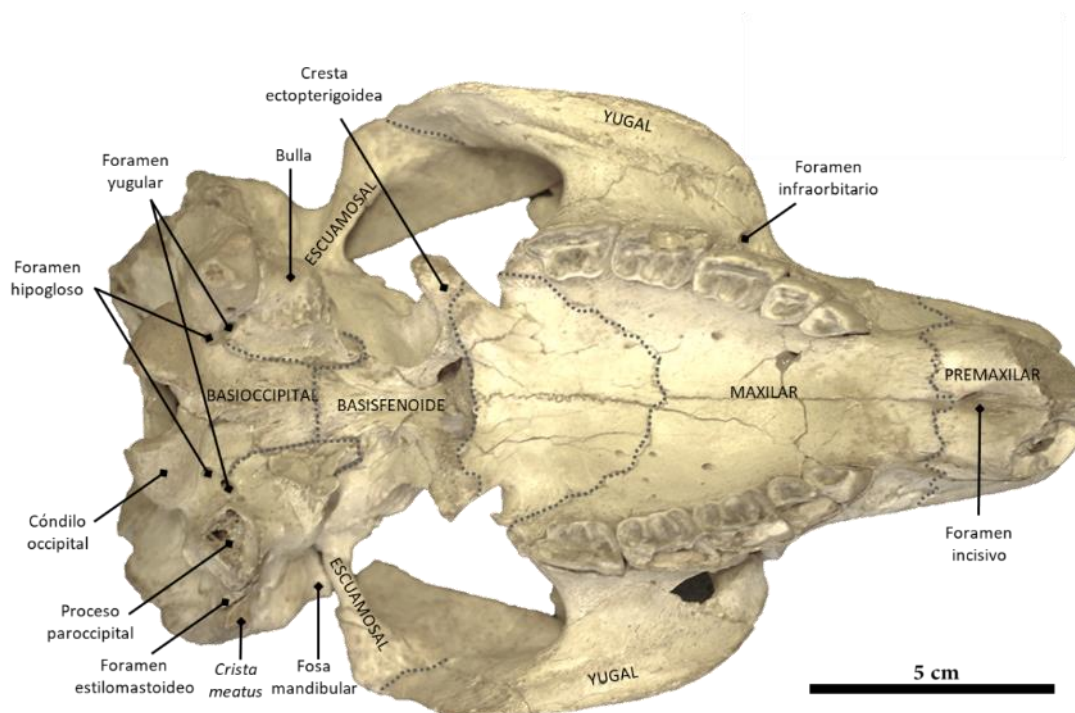


Figura VII. 4. Anatomía craneana de *Plesiotypotherium achirensis* (MNHN.F.ACH 26, holotipo) del Mioceno superior del yacimiento de Achiri, Bolivia; en vista ventral y localización de estructuras y suturas óseas.

En la cara medial de la órbita se encuentran las suturas entre los huesos orbitosfenoides, alisfenoides, parietal y frontal. En la parte rostral al alisfenoides, aparecen los siguientes forámenes: (i) foramen externo de la vena orbitotemporal; (ii) ventrorostral a este foramen está el foramen óptico, salida del nervio II; (iii) ventral al foramen óptico está la fisura esfenorbitaria, salida de los nervios III, IV, V₁ y V₂ y VI. (Fig. VII. 3). En la parte caudal del cráneo y caudalmente a las crestas ectopterigoideas, se sitúan los siguientes forámenes: la fenestra piriforme y el foramen oval. Rostralmente a los cóndilos occipitales, aparece el foramen lacerado posterior además del foramen carótido posterior y mediocaudalmente el foramen del hipogloso (fig. VII.3 y VII.4). Como parte de la escama del escamoso se encuentra en posición lateral la fosa mandibular, caudalmente el proceso posglenoideo y ventralmente el foramen posglenoideo.

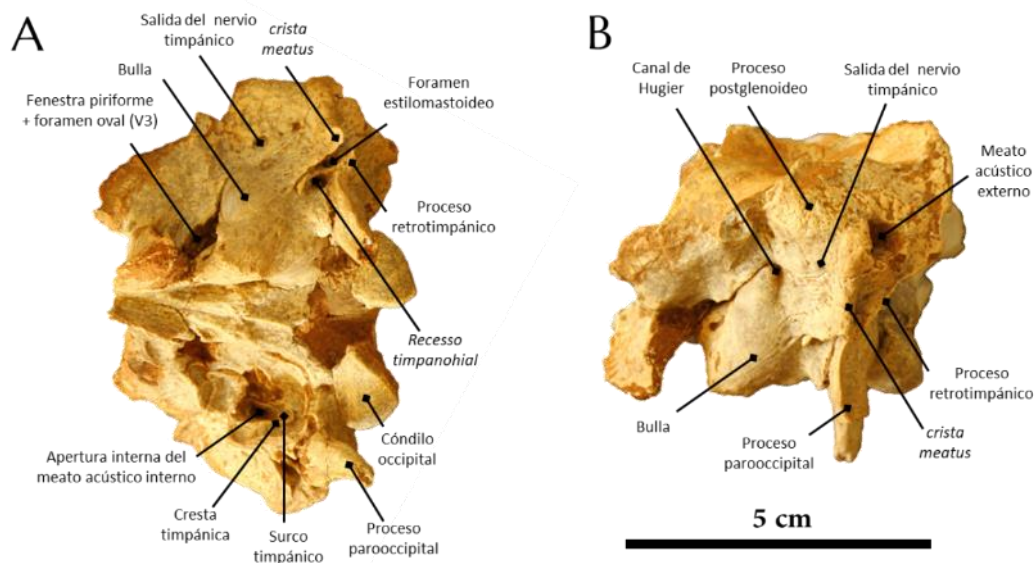


Figura VII. 5. Parte caudal del fragmento de cráneo de *Microtypotherium choquecotense* (MNHN Bol V 11709). **A.** En vista ventral; **B.** En vista lateral izquierda.

La bula timpánica se reconoce en la parte lateral del hueso ectotimpánico. En mesoterios varía en el grado de globosidad lateral, ventral y en su proyección ventrorostral. En *Microtypotherium choquecotense*, *Altitypotherium*, *Eutyptotherium lehmannitschei* (= *Eu. superans*) y *Plesiotypotherium achirensense* son marcadamente globosas sin proyección ventrorostral; mientras que en *Plesiotypotherium casirensense*, *Pseudotypotherium maendrum*, *Ps. subinsigne* y *M. cristatum*, hay ausencia de globosidad lateral y ventral pero presencia de una fuerte proyección ventrorostral (extremadamente marcada en *Pl. casirensense*).

En la parte caudal externa del cráneo se localizan la bula timpánica con un proceso muscular ventrorostral desarrollado y dorsalmente a la bulla aparece el canal de Hugier. Caudalmente al proceso posglenoideo, se localiza la *crista meatus* y caudalmente el proceso retrotimpánico, entre ambos se puede observar el foramen estilomastoideo y medialmente a este el recesso timpanohial. En la cara ventral del basicráneo, se destacan los procesos paroccipitales fuertemente proyectados ventralmente. Dentro de la bula, se localiza la apertura interna del meato acústico interno, la cresta timpánica y el surco timpánico (fig. VII. 5).

b. Mandíbula

En vista dorsal el borde caudal de la sínfisis mandibular se sitúa a la altura del m1. En los mesoterios destaca un marcado diastema p4-i2 con una cresta dorsal longitudinal. Los bordes laterales mandibulares, a la altura de la sínfisis mandibular, son rectos y pseudoparalelos. En *Pseudotypotherium maendrum* y *Mesotherium cristatum* existen unos recrecimientos de los bordes laterales de la sínfisis mandibular que modifican abruptamente el borde lateral de la mandíbula (fig. 5. Anexo III).

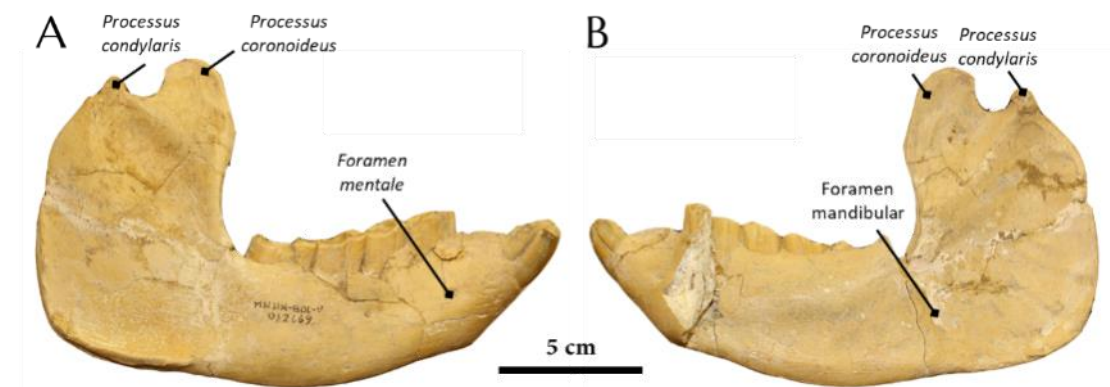


Figura VII. 6. Mandíbula de *Plesiotypotherium achirensense* (MNHN Bol V 12669). En vistas **A.** Lateral, y **B.** medial.

En todos los mesotéridos el borde ventrorostral de la sínfisis mandibular es cóncavo ventrorostralmente, pero en *Pl. casirensis*, *Ps. insigne*, y *Mesotherium cristatum* es ligeramente convexo (figs. 4 F, 5 C, 5 D. Anexo III). En la cara lateral del cuerpo mandibular se reconocen dos forámenes, uno de ellos a la altura del p4 es el foramen mental (*foramen mentale*), el otro parece un foramen nutricio. El canal mandibular (*canalis mandibulae*) recorre internamente el cuerpo mandibular, cuya apertura caudal es el foramen mandibular que se localiza en la parte ventral de la rama mandibular a la altura media del cuerpo mandibular (fig. VII.6). El canal mandibular además tiene una salida dorsal la cual aparece distalmente al m3, y tiene una forma marcadamente cóncava. En traquiterinos y mesoterinos el proceso coronoide (*processus coronoides*) es más alto que el proceso condilar (*processus condylaris*) y mucho más marcado en el caso de los traquiterinos (fig. 4. Anexo III). El proceso coronoide se encuentra ligeramente inclinado medialmente; mientras que el proceso condilar es cónico (con el borde medial más estrecho y situado en el plano transversal).

B. CINTURA PECTORAL Y MIEMBRO ANTERIOR O TORÁCICO

Los mesotéridos disponen de una cintura pectoral completa, y por lo tanto con presencia de escápula y clavícula. La presencia de clavícula se considera como un carácter primitivo en mamíferos (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). El esqueleto poscraneal de la familia Mesotheriidae ha demostrado ser muy conservativo morfológicamente (Shockey *et al.*, 2007a; Shockey y Anaya, 2008; Fernández-Monescillo *et al.*, 2018). La clavícula es un hueso delgado y ligeramente cóncavo ventralmente que ha sido observado tanto en traquiterinos (*Trachytherus alloxus*; Shockey *et al.*, 2007a) como en los mesoterinos *Plesiotypotherium achirensense* (MNHN.F.ACH 26, holotipo) y *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo; Serres, 1867) (fig. VII.7).



Figura VII. 7. Clavículas de algunos miembros de la subfamilia Mesotheriinae, en vista craneal. **A.** Clavícula izquierda de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH26, holotipo), imagen especular; **B.** Clavícula derecha de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo).

La **escápula** de *Plesiotypotherium achirens* tiene una forma pseudorrectangular en vista lateral, mientras que en *Mesotherium cristatum* (= *Typotherium angustirostrum*; MACN PV 6080) tiene forma triangular. La fosa supraespinosa es cuadrangular al menos en *Pl. achirens*, mientras que la fosa infraespinosa es triangular; la supraespinosa ocupa mayor área. En *Pl. achirens* la espina es delgada y atraviesa la escápula desde su borde distal hasta su borde proximal. El borde caudal de la espina y el borde caudal de la escápula se pliegan hacia la fosa infraespinosa. En *Me. cristatum* este último carácter es menos marcado (fig. VII.8 A, B). La presencia de una clavícula es un carácter considerado como plesiomórfico a nivel mammaliforme (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). La escápula de *Mesotherium cristatum* es más masiva y más ancha craneocaudalmente que en *Pl. achirens*. En ambos taxones el acromion se bifurca cranealmente en proceso hamatus y caudalmente en proceso suprahamatus (metacromion), la presencia de proceso suprahamatus se considera un carácter plesiomórfico dentro de los Eutheria (Meng *et al.*, 2003). Shockey *et al.* (2012) consideran un acromion afilado y un metacromion restringido distalmente como caracteres simplesiomórficos dentro del orden Notoungulata.

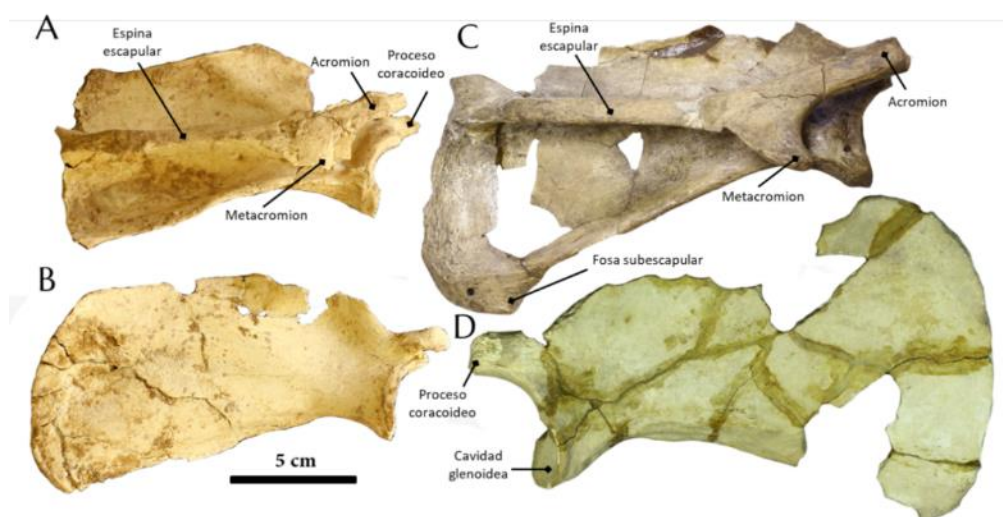


Figura VII. 8. Escápulas de algunos representantes de la subfamilia Mesotheriinae. **A-B.** Escápula derecha e izquierda de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12617) en vistas lateral y medial respectivamente; **C.** Escápula derecha de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo) en vista lateral; **D.** Escápula izquierda de *Mesotherium cristatum* (= *Typotherium angustirostrum*, MACN PV 6040, holotipo) en vista medial, imagen especular.

El proceso hamatus se encuentra a la altura de la cavidad glenoidea en *Pl. achirens* y más proyectado proximalmente en *M. cristatum* en el que llega a sobrepasar la cavidad glenoidea. El tubérculo supraglenoideo es afilado y se sitúa caudalmente a la cavidad glenoidea. Este tubérculo está más orientado proximalmente en *M. cristatum*. El canal nutricio de la escápula se ubica a la altura del proceso suprahamatus en el borde caudal de la espina escapular (Fernández-Monescillo *et al.*, 2018). En el borde caudodistal se observa la fosa postescapular, mucho más marcada en *M. cristatum* en el cual se encuentra proyectada caudalmente. La forma general de la escápula de *M. cristatum* se asemeja a la de los úrsidos, incluyendo la presencia de la fosa subescapular también proyectada caudalmente (Davis, 1949). Finalmente la cavidad glenoidea es cóncava proximalmente, de forma piriforme (fig. VII.8).

a. Huesos del estilopodio anterior o torácico

El **húmero** destaca por tener un tubérculo mayor bien marcado cuyo el borde proximal sobresale de la cabeza humeral. El tubérculo menor se sitúa en el borde medial y si bien es distinguible está muy poco desarrollado. En todos los taxones de la familia Mesotheriidae analizados (*T. alloxus*, *Eu. lehmannitschei*, *Ty. chasicensis*, *C. munoz*, *Pl. achirens*, *Pl. casirens*, *Ps. maendrum* y *M. cristatum*) la cabeza humeral es fuertemente redondeada, y se encuentra más proyectada caudalmente en *Trachytherus alloxus*, que en los demás mesoterinos comparados (fig. VII.9 A).

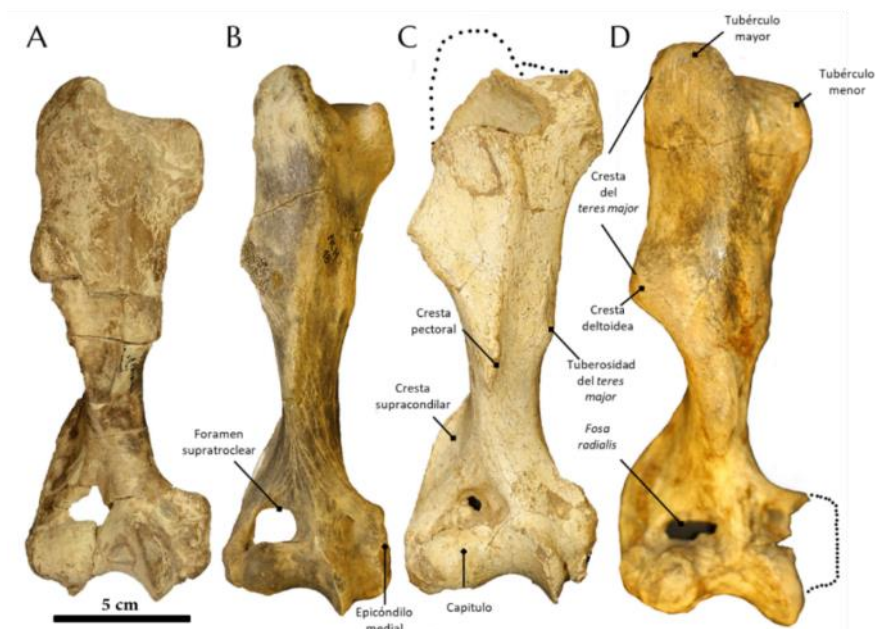


Figura VII. 9. Humeros de taxones de la familia Mesotheriidae en vista craneal. **A.** Húmero izquierdo de *Trachytherus alloxus* (UF 91933), imagen especular; **B.** Húmero derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.FACH 18, paratipo); **C.** Húmero derecho de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3824, holotipo); **D.** Húmero derecho de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo).

**CAPÍTULO VII. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA CRANEAL, MANDIBULAR Y DEL ESQUELETO
POSCRANEAL DE DISTINTOS TAXONES DE LA FAMILIA MESOTHERIIDAE Y
RECONSTRUCCIÓN PALEOBIOLÓGICA DE *PLESIOTYPOTHERIUM ACHIRENSE***

La cresta del *m. teres major* está muy marcada lateralmente desde el borde lateral del tubérculo mayor hasta el borde distal de la cresta deltoidea. La cresta deltoidea está muy marcada en todos los taxones de mesoterios aunque en *Mesotherium cristatum* está proyectada distalmente y llega prácticamente a la parte media de la diáfisis. La cresta pectoral está orientada laterodistalmente en el borde craneal y su borde distal llega a superar la mitad de la diáfisis (fig. VII.9 D). La cresta supracondilar lateral (*crista supracondylaris lateralis*) se encuentra proyectada lateralmente en *Pl. casirensense* y en *M. cristatum* y en los demás mesotéridos está menos desarrollada. La parte medial del borde distal humeral se destaca por tener un fuerte epicóndilo medial (o entepicóndilo) en el que están presentes seis facetas que corresponden al origen de los músculos flexores del antebrazo y de la mano (ver fig. VIII.4). El borde distal máximo del húmero corresponde al labio de la tróclea orientada cranealmente. La tróclea forma un continuo con el *capitulum* que tiene un aspecto redondeado. Proximalmente al *capitulum* se localiza el foramen supratroclear claramente abierto en el caso de *Pl. achirensense*; mientras que en *T. alloxus*, *Pl. casirensense* y *Me. cristatum* se encuentra cerrado y por lo tanto corresponde a la *fossa radialis* (fig. VII.9 D).

b. Huesos del zeugopodio anterior o torácico

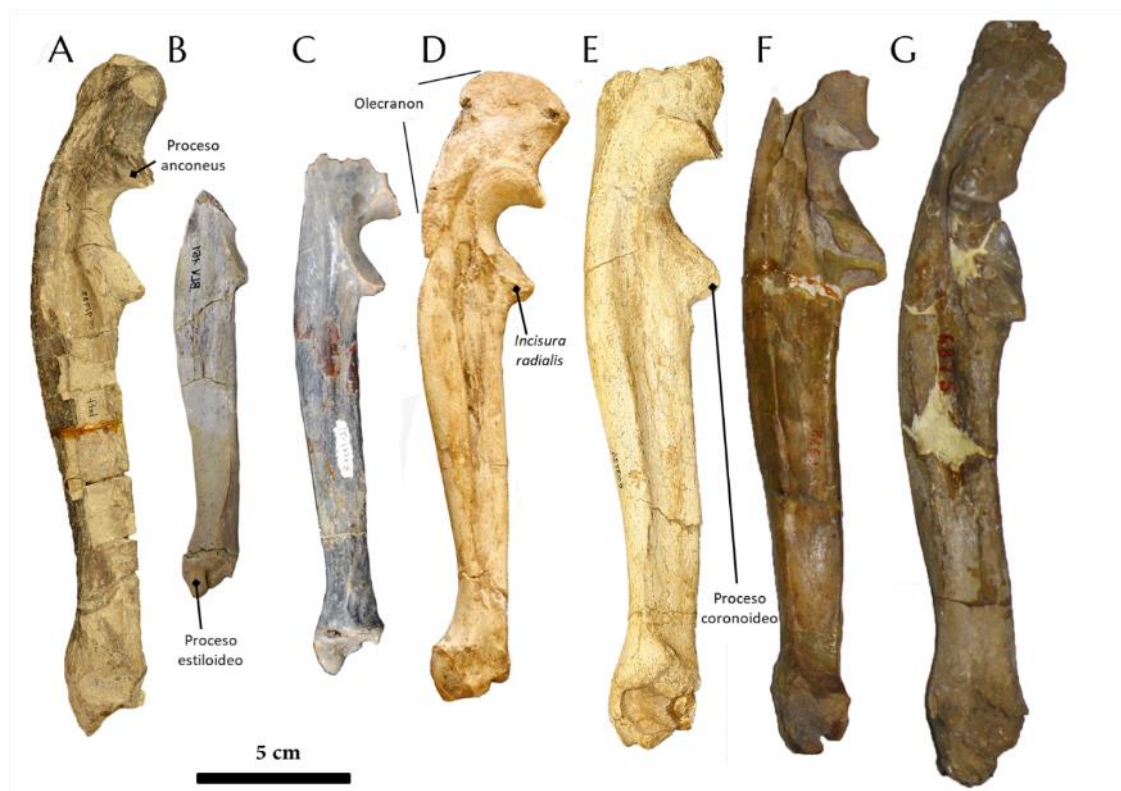


Figura VII. 10. Ulnas de taxones de la familia Mesotheriidae en vista medial. **A.** Ulna izquierda de *Trachytherus alloxus* (UF 91933), imagen especular; **B.** Ulna izquierda de *Microtypotherium* cf. *choquecotense* (MNHN.F.BLV 151), imagen especular; **C.** Ulna izquierda de *Eutypotherium lehmannitschei* (MLP 12-1734a); **D.** Ulna derecha de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12687); **E.** Ulna izquierda de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **F.** Ulna derecha de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962); **G.** Ulna derecha de *Mesotherium cristatum* (MACN PV 6875).

El radio y la **ulna** se encuentran separados entre sí en todos los mesotéridos, por lo tanto no muestran sinostosis osteológica entre sí. La ulna destaca por una amplia escotadura y un olecranon marcado y orientado medialmente. El proceso anconeus está desplazado lateralmente al eje transversal. La *incisura radialis* en la que contacta el radio es pseudoval, cranealmente a esta se proyecta el proceso coronoide. Distalmente al proceso coronoide disminuye la anchura craneocaudal de la diáfisis ulnar, mientras que la anchura lateromedial se mantiene constante hasta llegar a la cabeza ulnar que se engrosa (fig. VII.10).



Figura VII. 11. Radios de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista lateral. **A.** Radio izquierdo de *Trachytherus alloxus* (UF 91933) imagen especular; **B.** Radio izquierdo de *Microtypotherium* cf. *choquecotense* (MNHN.FBLV 151), imagen especular; **C.** Radio izquierdo de *Eutypotherium lehmannitschei* (MLP 12-1734a), imagen especular; **D.** Radio derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12687); **E.** Radio derecho de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3824, holotipo); **F.** Radio izquierdo de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962), imagen especular modelizada digitalmente; **G.** Radio derecho de *Mesotherium cristatum* (MNHN.FPAM 2, holotipo).

El **radio** es un hueso recto en vista craneal, mientras que en vista lateral es marcadamente cóncavo cranealmente. En vista proximal la *fóvea capitis radii* con la que contacta el *capitulum* es ondulada y de forma pseudoval. La cabeza radial se encuentra engrosada mayormente en dirección lateromedial; caudalmente posee una superficie articular caudal para la incisura radial de la ulna y lateralmente una superficie cóncava para el sesamoideo radial. Caudalmente a la cabeza radial aparece la rugosidad del tubérculo bicipital. El ancho mediolateral de la diáfisis es constante para luego ensancharse fuertemente en la epífisis distal; mientras que el ancho craneocaudal es menor distalmente al tubérculo bicipital a partir del cual se ensancha distalmente. Este engrosamiento es marcado en *T. alloxus* y especialmente en *Me. cristatum*. En otros taxones como *M. choquecotense*, *E. lehmannitschei*, *C. munozi*, *Pl. achirens*, *Pl. casirens* y *Ps. maendrum* la anchura craneocaudal es menor. En el borde lateral de la mitad distal destaca una superficie plana o ligeramente cóncava en la que se inserta el *m. pronator quadratus*. El borde lateral en de la epífisis distal se localiza una pequeña faceta articular redondeada para la ulna (fig. VII.11). Los radios de los mesoterios carecen de proceso

estiloideo (Shockey *et al.*, 2012). Finalmente, el borde distal radial muestra la *facies articularis carpea* del radio, de forma marcadamente cóncava en la que contacta el semilunar y el escafoides.

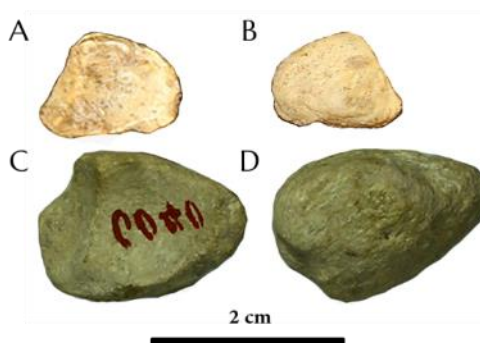


Figura VII. 12. Sesamoideos radiales de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. **A-B.** Sesamoideo radial derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol 12678); **C, D.** Sesamoideo radial izquierdo de *Mesotherium cristatum* (= *Typotherium angustirostrum*, MACN PV 6040, holotipo), imagen especular. Fila derecha (**A,C**) vista medial, fila izquierda (**B, D**) vista lateral.

El **sesamoideo radial** tiene una forma triangular y posee dos facetas articulares. La mayor se encuentra en el centro del cuerpo óseo es marcadamente redondeada y cóncava y contacta con el radio. La faceta más pequeña es de forma triangular, alargada y destaca en el vértice proximal. El sesamoideo radial se ha identificado en *T. alloxus*, *C. munozi*, *Pl. achirens*, *Pl. casirens* y *M. cristatum*. En los demás mesoterios si bien no se ha observado se identifica por la presencia de la faceta articular correspondiente convexa en el borde lateroproximal del radio (fig. VII.12), tal y como sucede en el hegetotérido *Hemibegetotherium trilobus* (MNHN Bol V 8569). La presencia del sesamoideo radial se ha identificado en la tupaya o musaraña arborícola (*Ptilocercus lowii*; Clark Le Gross, 1926), además de en la tupaya grande de Borneo (*Tupaia tana*; Barnett y Lewis, 1958). Este sesamoideo radial (junto al epicóndilo lateral) aparecería en el tendón del musculo extensor común de los dedos (*m. extensor digitorum comunis*).

c. Huesos del autopodio anterior

La **mano** de todos los mesotéridos es pentadáctila. Esta condición plesiomórfica en los tetrápodos no se mantiene en todas las familias de notoungulados como por ejemplo en los interatéridos (tetradáctilos) o toxodontes (tridáctilos) (Sinclair, 1909). El dedo I en mesotéridos es el más reducido de todos en comparación con los demás dedos. La forma general de la mano es robusta en los mesoterios, además presenta contactos lateromediales de los carpales que hace que estén fuertemente intrincados entre sí. Los metacarpos son alargados y con falanges robustas y con la bifurcación marcada en la falange ungueal (fig. VII. 13).

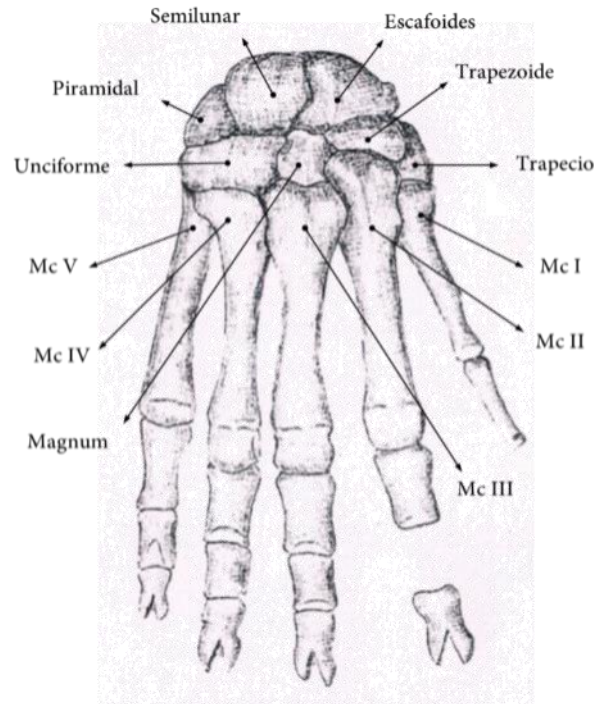


Figura VII. 13. Esquema de los huesos del autopodio anterior derecho en posición anatómica de *Mesotherium cristatum* (probablemente MACN PV 2538), ilustrado por Ameghino, F. (1889).

i. CARPALES

El **escafoides** presenta un marcado tubérculo palmar en el borde mediopalmar una marcada proyección distomedial y cuatro facetas articulares. Distalmente destaca la faceta para el radio de forma cilíndrica que es más ancha en el eje lateromedial que en el palmodorsal. La faceta para el trapezoide es marcadamente cóncava en la cara distal. En el borde dorsal de la proyección ósea distomedial, destaca la pequeña faceta para el magnum. En vista lateral, se localiza la faceta cóncava para el semilunar más ancha dorsalmente y aguda en el borde palmar (fig. VII.14; fig. 9. Anexo III).



Figura VII. 14. Escafoides de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Escafoides derecho de *Trachytherus alloxus* (UF 91933); **B.** Escafoides derecho de *Plesiotypotherium achirensense* (MNHN Bol 12733); **C.** Escafoides derecho de *Plesiotypotherium casirensense* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **D.** Escafoides derecho de *Mesotherium cristatum* (MACN PV 2538); **E.** Escafoides izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo), imagen especular.

El **semilunar** es un hueso compacto de forma cuadrangular con ancho transversal máximo en el borde palmar. El semilunar tiene cinco facetas articulares, la mayor es la faceta radial que tiene una superficie parcialmente cilíndrica. Esta faceta es similar a la faceta del escafoides para el radio que forma un continuo con la faceta proximal del escafoides. Ambas facetas contactan con la *facies articularis carpea* del radio. La faceta para el escafoides es cóncava y se sitúa en el borde medial, además destaca un borde palmar proyectado medialmente. En vista distal destacan dos facetas mayoritariamente cóncavas, una medial con borde dorsal convexo para el borde proximomedial del magnum y otra orientada lateralmente para el unciforme. En el borde lateral destaca una faceta alargada dorsopalmarmente y cóncava para el piramidal. La cara palmar presenta un tubérculo palmar en el borde proximomedial (fig. VII.15; fig. 10. Anexo III).

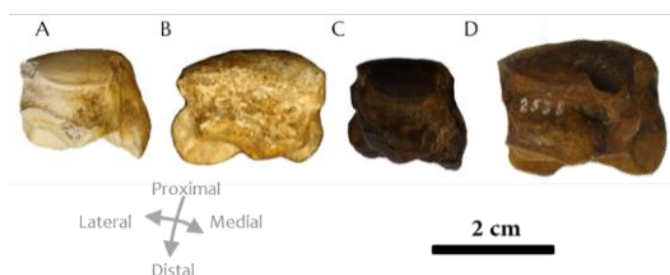


Figura VII. 15. Semilunares de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Semilunar derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12733); **B.** Semilunar derecho de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **C.** Semilunar derecho de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962); **D.** Semilunar derecho de *Mesotherium cristatum* (MACN PV 2538).

El **piramidal** está fuertemente alargado proximodistalmente y es más ancho en el borde proximal que en el distal (cuyo borde es agudo). Este hueso tiene cuatro facetas articulares, dos de ellas en el borde proximal. El borde medial es cóncavo y presenta la faceta para el unciforme, fuertemente alargada proximodistalmente. En la cara lateral aparece otra faceta articular alargada proximodistalmente y ligeramente cóncava para la ulna. En la cara ventral se localiza una faceta plana y alargada proximodistalmente para el pisiforme. La faceta para el semilunar se restringe al borde proximal y es la de menor tamaño (fig. VII.16; fig. 12. Anexo III).

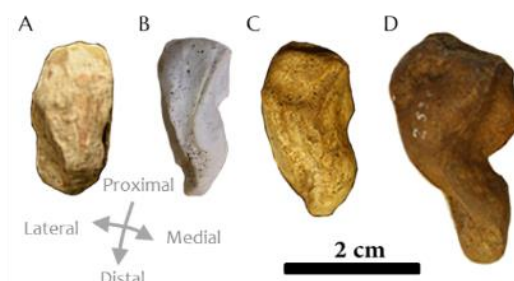


Figura VII. 16. Piramidales de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Piramidal izquierdo de *Trachytherus alloxus* (UF 91933) imagen especular; **B.** Piramidal derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol 12734); **C.** Piramidal izquierdo de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo) imagen especular; **D.** Piramidal derecho de *Mesotherium cristatum* (MACN PV 2538).

El **pisiforme** en posición anatómica tiene su eje longitudinal orientado dorsopalmarmente, es curvo lateralmente en vista dorsal y presenta dos facetas articulares proximales. La faceta medial es la más grande y alargada y contacta con la faceta palmar del piramidal. En el borde lateral se localiza la faceta lateral que articula con el proceso estiloides de la ulna (fig. VII.17; Fig. 12. Anexo III).

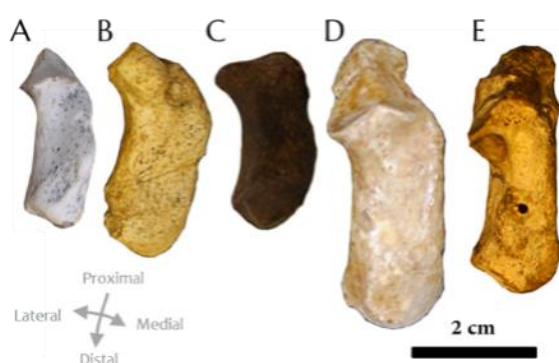


Figura VII. 17. Pisiformes de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae en vista dorsal. **A.** Pisiforme derecho de *Plesiotypotherium achirense* (MNHN Bol V 12746); **B.** Pisiforme derecho de *Plesiotypotherium castrense* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **C.** Pisiforme derecho de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962); **D.** Pisiforme derecho de *Pseudotypotherium subinsigne* (MLP 57-X-10-135); **E.** Pisiforme izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo) imagen especular.

La segunda hilera de huesos cárpales está constituida lateromedialmente por el unciforme, el magnum, el trapezoide y el trapecio.

El **unciforme** es triangular en vista dorsal y tiene cinco facetas articulares. La faceta más grande para el Mc IV se sitúa en el borde distal y es marcadamente convexa (fig. 13. Anexo III). El borde medial es cóncavo y destaca por dos facetas alargadas palmodorsalmente. La distal es para el borde lateral del Mc III y la proximal para el magnum.

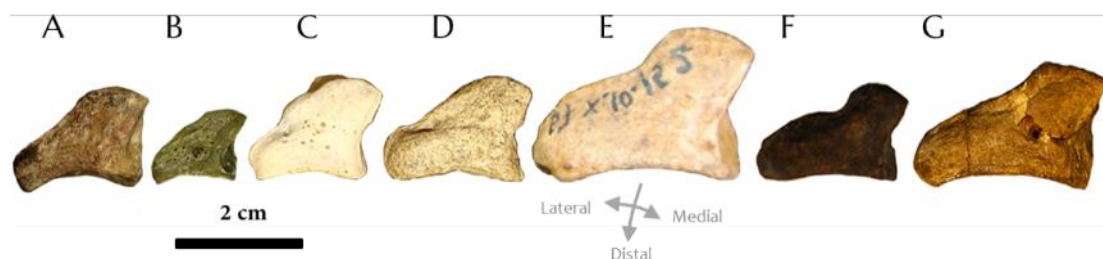


Figura VII. 18. Unciformes de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Unciforme izquierdo de *Trachytherus alloxus* (UF 91933) imagen especular; **B.** Unciforme derecho de *Eutypotherium lebmanni* (MLP 91-XII-7-1); **C.** Unciforme derecho de *Plesiotypotherium achirense* (MNHN Bol V 3432); **D.** Unciforme derecho de *Plesiotypotherium castrense* (MNHN Bol 3724, holotipo); **E.** Unciforme izquierdo de *Plesiotypotherium subinsigne* (MLP 57-X-10-152) imagen especular; **F.** Unciforme derecho de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962); **G.** Unciforme izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo).

En el borde proximomedial destaca la faceta para el semilunar que es alargada en su mayor eje dorsopalmar. En el borde lateroproximal se encuentra la faceta para el piramidal de forma ondulada (convexa proximalmente y cóncava distalmente) y alargada lateromedialmente (fig. 13. Anexo III). Tal y como se puede observar en la figura VII.18 entre los taxones el borde más variable

es el proximal que puede ser cóncavo o plano (*T. alloxus*, *Pl. casirensis* y *M. cristatum*) u ondulado (*Pl. achirensis*, *Ps. subinsigne* y *Ps. maendrum*).

El **magnum** es un hueso con una forma muy irregular y compleja. Es el carpal más pequeño y uno de los que posee más facetas articulares. En el borde distal, se sitúa la faceta en forma de “T” para la faceta proximal del Mc III. En el borde medial hay una faceta ligeramente cóncava y alargada distoplantarmente para el Mc II (fig. 14. Anexo III). En la cara proximal destacan tres facetas, dos pequeñas en el borde dorsal y una en el borde proximolateral. La faceta medial del borde dorsal es para el escafoides y lateralmente a esta se encuentra la faceta para el unciforme. La faceta del borde proximolateral para el semilunar es marcadamente cóncava. Finalmente en el borde lateral destaca la faceta cóncava para el unciforme. El magnum no dispone de tubérculo palmar (fig. 14 E. Anexo III). La mayor variación de los magnum entre los taxones comparados es en la faceta proximal para el semilunar que puede variar ampliamente en anchura (fig. VII.19).

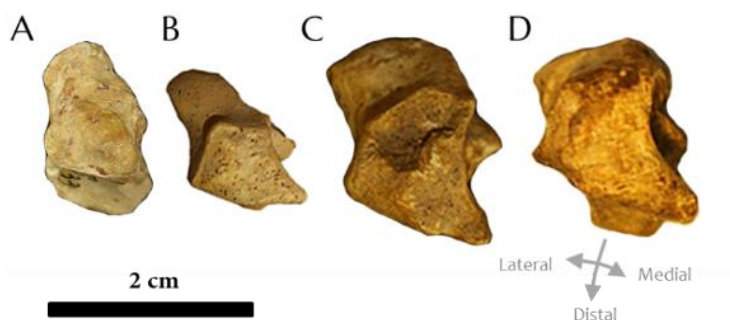


Figura VII.19. Magnum de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Mágnum derecho de *Trachytherus alloxus* (UF 91933); **B.** Magnum derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12664); **C.** Magnum derecho de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **D.** Magnum izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.FPAM 2, holotipo).

En vista dorsal el **trapezoide** de *Pl. achirensis* tiene una forma trapezoidal y presenta el mayor ancho lateromedial en el borde proximal. En *Pl. casirensis* y *M. cristatum* es cuadrangular. En el borde proximal se sitúa la faceta cóncava para el escafoides.

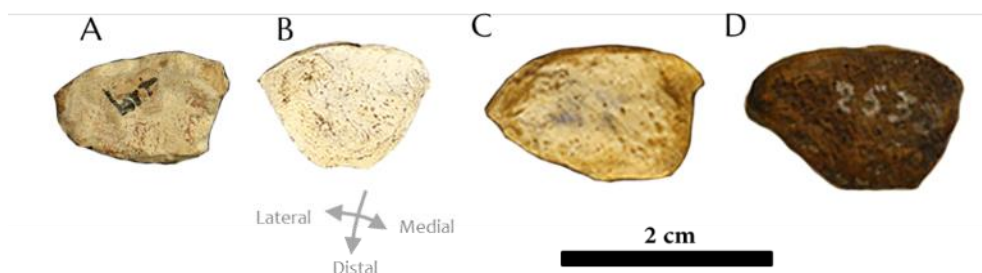


Figura VII. 20. Trapezoides de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Trapezoide izquierdo de *Trachytherus alloxus* (UF 91933); **B.** Trapezoide derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3336); **C.** Trapezoide derecho de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **D.** Trapezoide izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MACN PV 2538) imagen especular.

La mayor altura dorsoplantar del trapezoide está en el borde medial, mientras que la altura del borde lateral es muy reducida. En el borde medial destaca la faceta cóncava y dorsal para el trapecio. En el borde lateral destaca dorsalmente una pequeña faceta que contacta con el magnum (fig. VII.20; fig. 15. Anexo III).

El **trapecio** es estrecho lateromedialmente (fig. VII.21) y caracterizado por una faceta distal cóncava que contacta con el Mc I. El borde medial es convexo y de forma pseudoromboidal. El borde dorsal es más estrecho que el ventral. En la cara lateral del borde dorsoproximal destaca la faceta para el trapezoide (fig. 16 A. Anexo III). En el ejemplar MNHN Bol V 12687 de *Pl. achirensis* aparece un **sesamoideo** con forma ovalada junto al trapecio y en posición ventral. Este sesamoideo presenta una faceta redondeada en posición lateral, mientras que el resto del hueso es cóncavo sin estructuras definidas (fig. 16 B. Anexo III). Este sesamoideo está presente en la tupaya o musaraña arborícola de cola plumosa *Ptilocercus lowii*, y se encuentra embebido en el *flexor profundus digitorum* (Clark Le Gross, 1926).

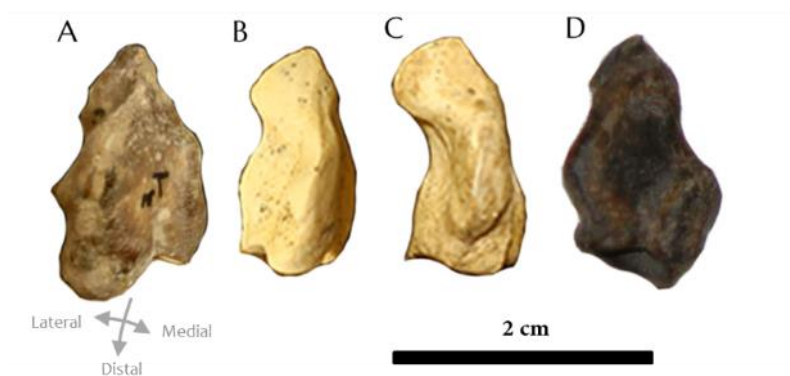


Figura VII. 21. Trapecios de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Trapecio izquierdo de *Trachytherus alloxus* (UF 91933); **B.** Trapecio derecho de *Plesiotypotherium achirensis* (MNHN Bol V 12757); **C.** Trapecio derecho de *Plesiotypotherium casirensis* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **D.** Trapecio derecho de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962).

ii. METACARPIANOS



Figura VII. 22. Metacarpos I de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Mc I izquierdo de *Trachytherus alloxus* (UF 91933), imagen especular; **B.** Mc I derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 6546); **C.** Mc I izquierdo de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo), imagen especular; **D.** Mc I izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo), imagen especular.

El **Mc I** es un hueso robusto. En *Trachytherus alloxus* y en *Mesotherium cristatum*, los bordes proximal y distal son fuertemente engrosados y la diáfisis se encuentra curvada lateralmente. En *Plesiotypotherium achirens* y *Pl. casirens*, los Mc I son alargados y rectos con el borde distal reducido en anchura (fig. VII.22). No se han encontrado sesamoideos radiales para el dedo I, además de que no hay evidencia de presencia de facetas articulares palmares (fig. 17. Anexo III).



Figura VII. 23. Metacarpos II de taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Mc II derecho de *Trachytherus* sp. (MUSM 965; ver Shockey *et al.*, 2016); **B.** Mc II izquierdo de *Trachytherus spegazzinianus* (UF 91933), imagen especular; **C.** Mc II izquierdo de *Caraguatypotherium munozii* (SGOPV 22500, holotipo), imagen especular; **D.** Mc II derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 11678); **E.** Mc II izquierdo de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo), imagen especular; **F.** Mc II derecho de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962); **G.** Mc II izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo), imagen especular.

El **Mc II** es robusto en todos los mesotéridos. Los bordes lateral y medial de la diáfisis son paralelos entre sí en *Plesiotypotherium achirens* y pseudoparalelos en *Pl. casirens* y *Caraguatypotherium*

munozii. En estos dos últimos taxones y en *Pseudotypotherium maendrum*, la diáfisis se encuentra curvada medialmente (fig. VII.23). La diáfisis de *Mesotherium cristatum* tiene el borde lateral y medial cóncavos. La faceta para el trapecoide es cóncava y alargada palmodorsalmente con su margen lateral proyectado en dirección proximal. El borde lateroproximal del Mc II en su cara lateral presenta una doble faceta (dorsal y palmar) para el magnum y distalmente a estas aparece una doble faceta para el Mc III. En el borde mediodorsal aparece la faceta oval para el trapecio. En la cara plantar de la diáfisis, destaca una rugosidad orientada distalmente en la que se inserta el tendón para el *m. flexor carpi radialis* y el músculo interóseo (*interossei*) tal y como sucede en la parte plantar de los demás metacarpos (Schaller, 2007; Barone, 2010) (fig. 18. Anexo III). Los bordes plantar y dorsal de la diáfisis son convergentes distalmente hasta llegar a la articulación distal para la falange primera del dedo II (fig. VII.23). Esta articulación es ancha y parcialmente cilíndrica con un mayor eje lateromedial. En su borde plantar, se localizan las impresiones sesamoideas (*impresiones sesamoidales*) para el par de sesamoideos palmares. En sus bordes lateral y medial se encuentran las fosetas cóncavas para los ligamentos colaterales que se unirán en la base de la primera falange (fig. 18. E. Anexo III).



Figura VII. 24. Metacarpos III de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Mc III derecho de *Trachytherus* sp. (MUSM 965; ver Shockey *et al.*, 2016); **B.** Mc III izquierdo de *Trachytherus spegazzinianus* (UF 91933), imagen especular; **C.** Mc III izquierdo de *Caragatypotherium munozii* (SGOPV 22500, holotipo), imagen especular; **D.** Mc III derecho de *Plesiotypotherium achirense* (MNHN Bol V 11678); **E.** Mc III izquierdo de *Plesiotypotherium casirense* (MNHN Bol V 3724, holotipo), imagen especular; **F.** Mc III derecho de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962); **G.** Mc III izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo), imagen especular.

El **Mc III** es el metacarpo más largo y en posición anatómica es el que alcanza mayor posición distal (ver fig. VII.13). El borde proximal está inclinado y su faceta para el magnum es ligeramente cóncava y alargada dorsopalmarmente y tiene el borde plantar proyectado. El margen lateral del Mc III se encuentra proyectado proximalmente formando un marcado ángulo agudo con el borde lateroproximal (fig. VII.24). La cara lateral tiene dos series de facetas pseudorredondeadas

(fig. 19. Anexo III). En las partes dorsal y palmar del borde proximal, está la doble faceta para el unciforme. Distalmente a estas está la doble faceta para el para el Mc IV, también que se separan en su línea media. En la cara medial destaca la doble faceta (dorsal y palmar) para el Mc II. Estas facetas son pseudotriangulares y separadas medialmente por una concavidad. En el borde proximal de la diáfisis se identifica la rugosidad en la que se ancla el tercero de los músculos interóseos que conecta el Mc III con el Mc II (fig. 19. Anexo III). Los bordes lateral y medial de la diáfisis son marcadamente paralelos en *Pl. achirensense*, mientras que en *Pl. casirensense* y en *M. cristatum* son divergentes desde la mitad distal del Mc III. Los bordes palmar y dorsal de la diáfisis son convergentes distalmente hasta llegar a la articulación distal, cuyos bordes palmares y dorsal son simétricos entre sí (fig. 19. Anexo III).



Figura VII. 25. Metacarpos IV de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. A. Mc IV derecho de *Trachytherus* sp. (MUSM 965; ver Shockey *et al.*, 2016); B. Mc III izquierdo de *Trachytherus spegazzinianus* (UF 91933), imagen especular; C. Mc IV izquierdo de *Caraguatypotherium munozi* (SGOPV 22500, holotipo), imagen especular; D. Mc IV derecho de *Plesiotypotherium achirensense* (MNHN.F.ACH 26, holotipo); E. Mc IV izquierdo de *Plesiotypotherium casirensense* (MNHN Bol V 3724, holotipo), imagen especular; F. Mc IV derecho de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7231); G. Mc IV izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo), imagen especular.

La cara proximal del **Mc IV** es triangular marcadamente cóncava y articula con el unciforme (fig. VII.25). Los bordes medial y dorsal de la cara proximal son pseudorrectos, mientras que el borde lateral está inclinado. En la parte medial aparece en posición palmar y dorsal las facetas pseudoovales para el Mc III; ambas facetas están separadas medialmente por una superficie cóncava. En el borde medial aparece en posición palmar y dorsal dos facetas pseudoovales separadas en la línea media por una concavidad las cuales articulan con el Mc III. El borde lateroproximal es fuertemente cóncavo y presenta la faceta para el Mc V.

En la mitad proximal palmar se observa una superficie rugosa y alargada proximodistalmente en la que se ancla el tercer músculo interóseo. En vista dorsal destaca la gran

anchura del borde proximal del Mc IV. Los bordes lateral y medial de la diáfisis son ligeramente divergentes en dirección distal, mientras que en cara lateral los bordes dorsal y palmar son convergentes distalmente. En vista distal la articulación distal es parcialmente cilíndrica con bordes dorsal y palmar ligeramente convergentes lateralmente (fig. 20. Anexo III).

El **Mc V** tiene una faceta proximal alargada dorsopalmarmente y cóncava que articula con el Mc IV. En vista dorsal los bordes lateral y medial de la diáfisis son divergentes en dirección distal (fig. VII.26). En vista lateral la mayor anchura dorsopalmar radica en la epífisis proximal (fig. 21 B, D. Anexo III). Los bordes dorsal y palmar de la diáfisis son paralelos entre sí en *Plesiotypotherium achirens* y en *Pl. casirens*, mientras que en *Mesotherium cristatum* son divergentes distalmente.



Figura VII. 26. Metacarpos V de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Metacarpo V derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.FACH 34); **B.** Metacarpo V izquierdo de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo) imagen especular; **C.** Metacarpo V de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo) imagen especular.

iii. FALANGES DEL AUTOPODIO ANTERIOR

La falange proximal (o primaria) del dedo I es estrecha muy alargada proximodistalmente y con bordes lateral y medial ligeramente convergentes distalmente. Su forma general es muy similar a la del Mc I pero de menores dimensiones y se diferencia de este por tener un borde proximal cóncavo. Las falanges proximales de los dedos II-V son semejantes entre sí. Todas las facetas proximales para los metacarpos son ovales y cóncavas. La falange del dedo III es la más simétrica. Los bordes proximales de los dedos IV y V están proyectados lateralmente. En vista dorsal los bordes medial y lateral de la diáfisis son cóncavos. La falange del dedo III presenta la mayor anchura mesiolateral. La falange proximal del dedo IV es ligeramente curvada y la más estrecha. El borde proximal es muy ancho lateromedialmente. Los bordes lateral y proximal de la diáfisis son

marcadamente cóncavos medialmente. La falange proximal del dedo IV es la más estrecha y está ligeramente curvada medialmente. Las facetas articulares para las falanges mediales son ligeramente ensanchadas y disponen de una suave depresión en el eje medial sobre todo en el borde plantar.

Las falanges mediales (o secundarias) son más robustas y compactas que las falanges proximales y son prácticamente cuadradas en vista dorsal como es el caso en el dedo III de *Pl. casirensis* (Cerdeño *et al.*, 2012), mientras que las falanges de los demás dedos son ligeramente más alargadas.

Las falanges distales (o terceras o ungueales) están bifurcadas y presentan medialmente una muesca en la línea media del borde distal. Distalmente aparece un ensanchamiento rugoso muy ancho en su borde proximal, cuyos bordes lateral y medial son distalmente convergentes. La falange ungueal del dedo I puede no ser tan ensanchada ni presentar la muesca medial ni bifurcación. Las pezuñas articularían en ese ensanchamiento distal y rugoso.

C. CINTURA PÉLVICA Y MIEMBRO POSTERIOR O PÉLVICO

La cintura pélvica se compone por los tres huesos pelvis, ilión e isqueon. Estos huesos se anclan además en el sacro. El **sacro** se compone por un total de siete vértebras. La última vertebra sacra (S7, la más caudal) tiene los procesos laterales (*crista sacralis lateralis*) fusionados con el **isquion** (ver fig VII. 31). Las cuatro vertebra más craneales (S1-S4) tienen procesos laterales que se llegan a fusionar con el **ilion** y dorsalmente forman la cresta sacra medial continua y cóncava dorsalmente. Estas cuatro vertebra presentan lateralmente a la línea sagital los forámenes (*foramina sacralia ventralia*) para las ramas de los nervios del sacro. En la parte lateral del ilion inserta ampliamente el *Mm. glutei medius*.

Las vértebras sacras están fuertemente fusionadas a la pelvis tanto en traquiterinos como mesoterinos (Shockey *et al.*, 2012). En vista dorsal los bordes laterales de las crestas iliacas se abren lateralmente en dirección caudal, sin embargo, los bordes laterales del isquion se abren caudalmente de forma mucho menos acusada (fig. VII.27 D, H). El borde acetabular es marcado y robusto, y la cavidad cotiloidea es marcadamente redondeada. La faceta articular es continua, cóncava y circundante tan solo interrumpida en dirección caudoventral por la muesca acetabular (fig. VII. 27 F).

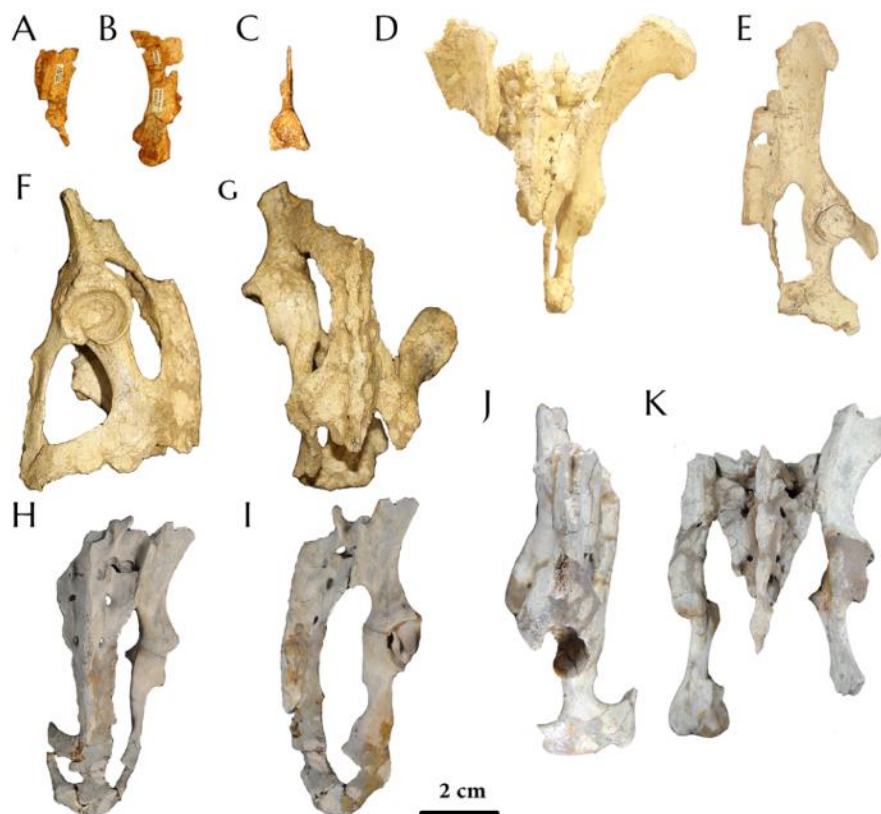


Figura VII. 27. Pelvis de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae en distintas vistas. **A-C.** Rama iliaca izquierda en vista dorsal (**A**), derecha en vista dorsal (**B**) y lateral (**C**) de *Microtypotherium choquecotense* (MNHN Bol V 3767); **D-E.** Pelvis de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12617) en vistas dorsal (**D**) y lateral (**E**). **F-G.** Pelvis de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 33724, holotipo) en vistas lateral derecha (**F**) y dorsal (**G**). **H-I.** Pelvis de *Pseudotypotherium maendrum* (MLP 12-1777) en vistas dorsal (**H**) y lateral izquierda (**I**). **J-K.** Pelvis de *Mesotherium cristatum* (MLP 34-VI-10-1) en vistas lateral izquierda (**J**) y dorsal (**K**).

a. Huesos del estilopodio posterior o pélvico

El **fémur** es robusto, con bordes medial y lateral de la diáfisis cóncavos. La epífisis proximal tiene la cabeza femoral redondeada y orientada ventroproximalmente. La cabeza femoral destaca proximalmente por encima del trocánter mayor, en su parte media aparece la cavidad de la *fovea capitis*. Distalmente a la cabeza femoral y en posición distal, se destaca el trocánter menor (*trocantter minor*), que tiene una forma de lámina con su eje mayor localizado proximocaudalmente. El trocánter menor tiene una forma triangular que se orienta caudalmente; y en él se inserta el *m. ilioipsoas*. En el borde lateral aparece el trocánter mayor que forma una superficie continua orientada ventrocaudalmente. En la parte caudal se inserta el *m. gluteus medius* y en la parte lateral el *m. gluteus accessorius*.

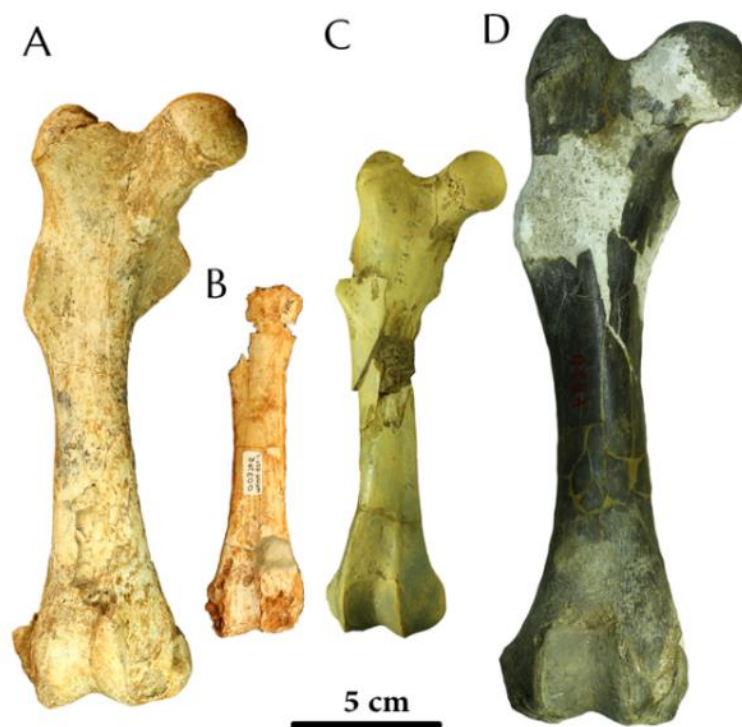


Figura VII. 28. Fémures de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae en vista craneal. **A.** Fémur izquierdo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3332), imagen especular; **B.** Fragmento distal de fémur izquierdo de *Microtypotherium choquecotense* (MNHN Bol V 3765), imagen especular; **C.** Fémur derecho de *Eutypotherium* cf. *lebmannischei* (MLP 71-IX-2-9); **D.** Fémur izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MACN PV 6870), imagen especular.

En vistas proximal y caudal entre la cabeza femoral y el trocánter mayor, destaca la fosa trocantérica que ocupa en profundidad la parte ventral del trocánter mayor (fig. 22. A, E. Anexo III). Lateralmente al trocánter mayor aparece una pequeña depresión. Caudalmente al trocánter mayor aparece el tercer trocánter, que es una lámina con el eje mayor orientado proximodistalmente y que está ligeramente orientada cranealmente. Desde la zona media de la diáfisis los bordes lateral y medial divergen entre sí hasta la epífisis distal. La zona media de la diáfisis tiene los bordes craneal y caudal paralelos. La epífisis distal destaca por una amplia tróclea patelar, cuyo borde lateral esta desplazado cranealmente, no así el medial.

Distalmente a la tróclea patelar destaca una concavidad amplia de forma irregular. En el borde medial de la epífisis distal destaca el epicóndilo medial, y una concavidad lateral en la que inserta el *m. popliteus*. Distalmente a este último hay una pequeña cavidad que es la fosa extensoria y que es el origen de los *m. extensor digitorum/digitalis longus* y *fibularis tertius* (fig. 22. Anexo III). En vista caudal de la epífisis distal se observan los cóndilos lateral y el medial, separados entre sí por la fosa intercondilar. El cóndilo medial es bastante más robusto y más grande que el medial.

b. Huesos del zeugopodio posterior o pélvico

La **tibia** es un hueso robusto y marcadamente curvo con concavidad lateral. Los bordes lateral y medial desde la epífisis proximal son convergentes hasta llegar a la epífisis distal en donde vuelven a diverger (fig. VII.29).



Figura VII. 29. Tibias de la subfamilia Mesotheriinae en vista craneal. **A.** Tibia derecha de *Plesiotypotherium achirensense* (MNHN.FACH 40); **B-C.** Fragmento proximal de tibia derecha y fragmento distal de tibia izquierda (imagen especular) respectivamente de *Plesiotypotherium casirensense* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **D.** Fragmento distal de tibia derecha de *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962); **E.** Tibia izquierda de *Mesotherium cristatum* (MACN PV 6880), imagen especular.

La región más ancha de la tibia es la epífisis proximal. En vista proximal se observan dos superficies articulares marcadamente diferenciadas. La superficie más amplia es el cóndilo medial que tiene forma de media luna y tiene una concavidad medial irregular que la separa de la superficie articular del cóndilo lateral. Este cóndilo es de forma pseudorredondeada y está más excavado que el anterior (fig. 23. Anexo III).

En el borde lateral de la epífisis proximal se localiza la faceta de contacto con la epífisis proximal de la tibia. Esta superficie es plana y con el mayor eje orientado craneocaudalmente. La tibia es un hueso marcadamente curvo - cóncavo lateralmente con la epífisis proximal mucho más ensanchada que la distal, tanto en vista craneal como medial. Caudalmente presenta una marcada concavidad presente en la primera mitad proximal, que difiere en profundidad en los taxones; en *M. cristatum* es más ancha mientras que en *Pl. achirensense* es estrecha y más profunda. Tan solo se conocen

tibias completas del taxón *M. cristatum*. Las tibias de *Pl. casirensis* y *M. cristatum* son más robustas que en los demás taxones.



Figura VII. 30. Fíbulas de la subfamilia Mesotheriinae en vista lateral. **A.** Fíbula izquierda de *Plesiotypotherium achirensis* (= *Pl. majus*; MNHN.FACH.76) imagen especular; **B.** Fíbula derecha de *Plesiotypotherium casirensis* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **C.** Fragmento distal de fíbula izquierda de *Pseudotypotherium maendrum* (MNHN PV 7962), imagen especular; **D.** fíbula izquierda de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo), imagen especular.

En vista craneal se diferencia longitudinalmente la cresta tibial ligeramente orientada lateralmente y en la mitad de la diáfisis presenta una rugosidad en la cual se ancla en *m. semitendinosus*. En la epífisis distal se diferencia medialmente el *malleolus medialis* (maléolo medial), y distal a este aparece el *sulcus malleolaris*, en este surco pasa el tendón del *m. flexor digitalis medialis*. La tróclea de la tibia (*cochlea tibiae*) tiene doble superficie cóncava para el astrágalo; el borde medial es menos escavado mientras que el lateral es más profundo. En vista proximal la superficie troclear tibial es cuadrada (fig. 23. F. Anexo III).

La **fíbula** es un hueso delgado y cóncavo medialmente. La epífisis proximal se encuentra ensanchada craneodistalmente y posee una superficie articular (*facies articularis capitis fibulae*) en el borde medial con el borde lateral de la epífisis de la tibia (fig. VII.30). El borde caudal de la epífisis proximal es marcadamente cóncavo y ensanchado, mientras que el borde craneal está proyectado cranealmente. La sección de la diáfisis de la fíbula es prácticamente constante y es de forma oval o redondeada en todos los taxones salvo en *Mesotherium cristatum*. La fíbula de este taxón posee una marcada concavidad en la primera mitad proximal, y además una cresta caudal fibular desde el borde proximal hasta la parte media de la diáfisis. En *M. cristatum* el borde craneal a la altura del último tercio distal del hueso

es plano. En todos los taxones la epífisis distal está bastante ensanchada y en el borde medial aparece la faceta ectal para el borde medial de la cresta mayor del astrágalo. Esta superficie es pseudocircular y tiene el borde distal cóncavo (fig. 24. Anexo III).

c. Huesos del autopodio posterior

El pie de los mesoterios es bastante el alargado de forma general. En *Eu. lehmannitschei* es particularmente estrecho especialmente los metacarpianos y las falanges. El dedo uno esta reducido en anchura. Las falanges proximales son más alargadas que las mediales y estas que las distales o ungueales. Estas son fuertemente reducidas en anchura distalmente, y no son bifurcadas dorsalmente como las de las manos (fig. VII.31)

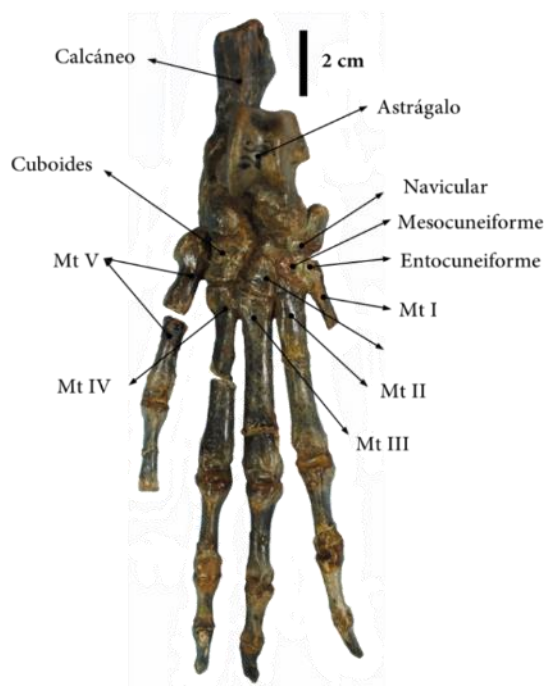


Figura VII. 31. Esquema de los huesos del autopodio posterior en posición anatómica de *Eutypotherium lehmannitschei* (MLP 12-1701, holotipo), en vista dorsal.

i. TARSALES

El **astrágalo** presenta un cuerpo compacto que contacta dorsalmente con la tibia, en su borde lateral con la fíbula y posee una cabeza astragalar que contacta con el navicular.

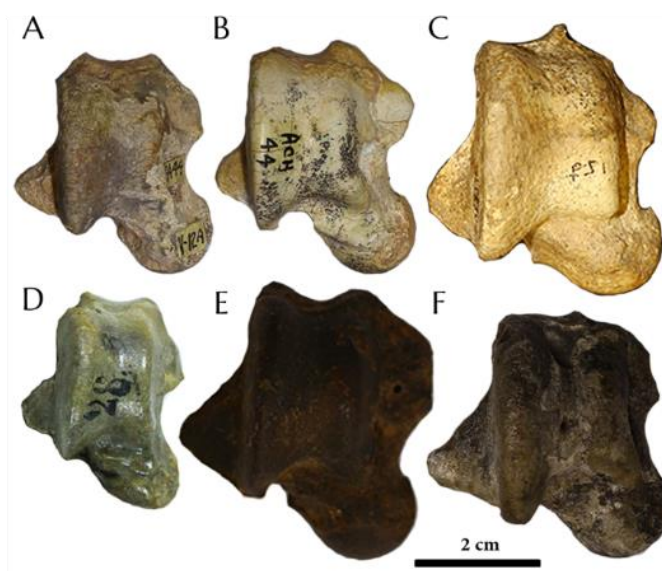


Figura VII. 32. Astrágalos de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Astrágalo derecho de *Trachytherus alloxus* (MNHN.F.SAL s/n “1444” **B.** Astrágalo derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH 44); **C.** Astrágalo izquierdo de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo), imagen especular; **D.** Astrágalo derecho de *Eutypotherium lehmannitschei* (MLP 12-1701, holotipo); **E.** Astrágalo derecho *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962); **F.** Astrágalo izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo), imagen especular.

La tróclea (*trochlea tali*) se diferencia entre un borde medial bajo en el que tan solo contacta la tibia y un borde lateral desplazado dorsalmente, que contacta en su borde medial con la tibia y el borde lateral con la fíbula. Este borde lateral además es mayor que el medial en dirección distoproximal.

En el borde lateral aparece una proyección en forma triangular (fig. VII. 32). La cabeza astragalar está orientada mediodistalmente y presenta una superficie ampliamente cóncava para el navicular. El cuello es corto. En vista ventral aparecen marcadas superficies articulares para el calcáneo. En el borde medial plantarmente al cuello astragalar se localiza la faceta sustentacular orientada proximodistalmente. En la zona medial aparece el *sinus tarsi* asociado a la concavidad longitudinal. En el borde laterocaudal aparece la faceta ectal marcadamente alargada proximodistalmente y restringida el borde plantolateral. Esta faceta es marcadamente cóncava en toda su longitud (fig. 25 E. Anexo III). En vista proximal se observa la forma pseudoovalada de la cabeza oval que contacta con el navicular y se reconoce la tróclea astragalar con un marcado borde lateral fuertemente orientado dorsalmente (fig. 25 F. Anexo III).

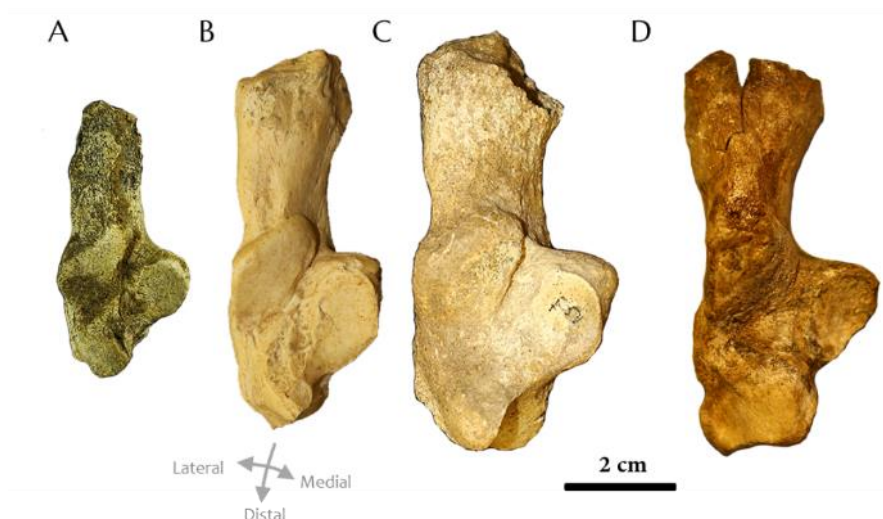


Figura VII. 33. Calcáneos de distintos taxones de la familia Mesotheriidae en vista dorsal. **A.** Calcáneo derecho de *Trachytherus spegazzinianus* (MLP 61-IV-11-22); **B.** Calcáneo derecho de *Plesiotypotherium achirense* (MNHN Bol V 9880); **C.** Calcáneo izquierdo de *Plesiotypotherium casirense* (MNHN Bol V 3724, holotipo), imagen especular; **D.** Calcáneo izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo), imagen especular.

El **calcáneo** es un hueso robusto, en vista dorsal presenta una faceta doble (*facies articularis talaris*) con la que contacta con el astrágalo que se posiciona dorsal a este. La faceta ectal es la que se localiza más caudalmente y es de forma ovalada, medialmente tiene una prolongación medial y en su borde dorsal presenta la faceta sustentacular pseudoval para el astrágalo (fig. 26 C. Anexo III). El calcáneo en su parte proximal presenta el *tuber calcanei* que esta ensanchado lateromedialmente y proximalmente se angosta hasta la parte media. La forma del ensanchamiento y de las rugosidades varía ampliamente dentro de un mismo taxón. En general el borde medial del *tuber calcanei* es siempre más cóncavo que el borde lateral. En vista distal en la parte más distal y desplazada medialmente aparece la faceta pseudoval para el cuboides que presenta mayor angulación en el eje dorsoplantar (fig. 26 E. Anexo III). En vista proximal se observa que el *tuber calcanei* tiene su mayor eje en dirección plantodorsal que en el eje lateromedial (fig. 26 A. Anexo III). El calcáneo más robusto es el de la especie *Pl. casirense* seguido por *M. cristatum* (fig. VII.33).

El **navicular** es un hueso estrecho proximodistalmente y fuertemente ensanchado lateromedialmente, con mayor anchura en el borde plantar (fig. VII.34). El borde dorsal es cóncavo cuyos bordes lateral y medial descienden plantarmente. La mayor faceta está en la cara proximal y es para la cabeza del astrágalo. En la cara distal se encuentran tres facetas, la más lateral es para el ectocuneiforme y puede variar de ser continua a estar separada medialmente. Medialmente en el borde dorsal aparece una faceta de forma irregular para el mesocuneiforme; finalmente plantar a esta aparece una pequeña faceta para el entocuneiforme. El borde medial es robusto y en la zona medial aparece la faceta alargada plantodorsalmente para el cuboides. El borde plantar, que es el más ensanchado, es cóncavo en la parte media. El borde medioplantar se orienta proximalmente,

mientras que el borde lateroplantar es marcadamente más robusto que el lateral y se orienta distalmente (fig. 27. Anexo III).

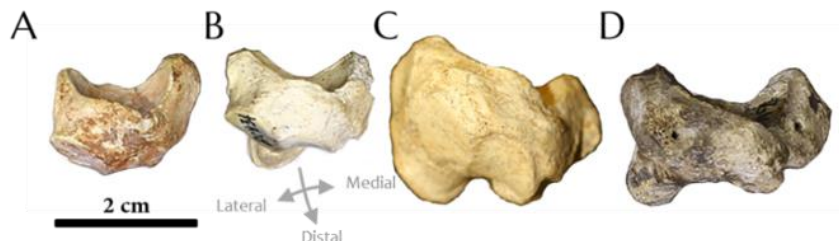


Figura VII. 34. Naviculares de la familia Mesotheriinae en vista dorsal. **A.** Navicular izquierdo de *Trachytherus alloxus* (MNHN.F.SAL s/n), imagen especular; **B.** Navicular derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH 34). **C.** Navicular derecho de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **D.** Navicular izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo), imagen especular.

El **cuboides** es un hueso robusto fuertemente ensanchado lateromedialmente, con bordes medial y distal planos y fuerte concavidad proximal. La parte distal está orientada distolateralmente. El cuboides tiene tres facetas, la más grande es la proximal que tiene forma de semicilindro y contacta con el calcáneo (fig. VII.35; fig. 28. Anexo III). En el borde medial hay dos facetas con el eje mayor en el eje plantodorsal, la faceta más proximal es para el navicular mientras que la más distal es para el ectocuneiforme. En el borde distal se sitúa la faceta irregular, plana o ligeramente cóncava para el Mt IV. Este hueso masivo tiene una proyección marcada en vista plantar (fig. 28 E. Anexo III).

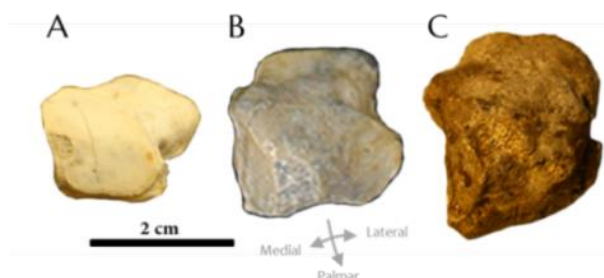


Figura VII. 35. Cuboides de la subfamilia Mesotheriinae en vista proximal. **A.** Cuboides derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3432); **B.** Cuboides derecho de *Pseudotypotherium subinsigne* (MLP 54-X-10-3); **C.** Cuboides izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo), imagen especular.

El **ectocuneiforme** es un hueso marcadamente alargado dorsoplantarmente. En vista dorsal es de forma cuadrangular. La parte distal tiene la faceta más grande del hueso que es cóncava y en la que contacta el Mt III. En la parte medial aparecen tres facetas, la más dorsal contactan con el Mt II, la más proximal es alargada palmodorsalmente y contacta con el mesocuneiforme; la más pequeña que es la plantar contacta con el ectocuneiforme. El borde proximal es convexo y presenta

dos facetas para el navicular. En el borde lateral aparece tan solo una faceta, de forma irregular, alargada plantodorsalmente para el cuboides. En la parte plantar destaca una prolongación plantar redondeada (fig. VII. 36; fig. 29. Anexo III).

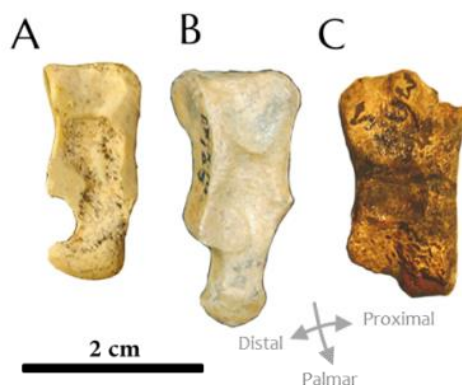


Figura VII. 36. Ectocuneiforme de la subfamilia Mesotheriinae en vista medial. **A.** Ectocuneiforme derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3432); **B.** Ectocuneiforme derecho de *Pseudotypotherium subinsigne* (MLP 54-X-10-3); **C.** Ectocuneiforme izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo), imagen especular.

El **mesocuneiforme** es el hueso más pequeño del tarso. En vista dorsal es similar al ectocuneiforme, pero tiene una forma más irregular. Es mucho más corto plantodorsalmente que este último; si bien la faceta distal es similar en forma, pero en este caso es para el Mt II (fig. VII.37). En vista medial aparece una faceta dorsal y ovalada para el entocuneiforme. En vista lateral aparece la faceta plantodorsalmente alargada para el ectocuneiforme. La faceta para el navicular tiene forma pseudoovalada y se sitúa en el borde proximal. La mayor altura plantodorsal del hueso está en el borde distal y reducido en el borde proximal (fig.30. Anexo III).

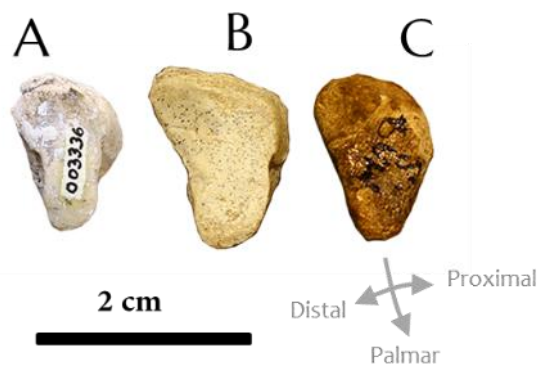


Figura VII. 37. Mesocuneiformes de la subfamilia Mesotheriinae en vista distal. **A.** Mesocuneiforme derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3336); **B.** Mesocuneiforme derecho de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **C.** Mesocuneiforme izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. PAM 2, holotipo), imagen especular.

El **entocuneiforme** es un hueso fuertemente aplanado transversalmente, la mayor longitud proximodorsal se localiza en el borde plantar. El borde medial es cóncavo, mientras que el borde lateral es irregular y rugoso. En el borde proximal, aparece una concavidad marcada en la que aparecen dos facetas por un lado la dorsal y ligeramente orientada lateralmente en la que contacta el mesocuneiforme, y debajo la faceta para el navicular, aunque es dudosa (fig. VII. 38). En vista distal aparece una concavidad en la que contacta el Mt I. El borde plantar también presenta una convexidad dorsal en la línea media (fig. 31. Anexo III).

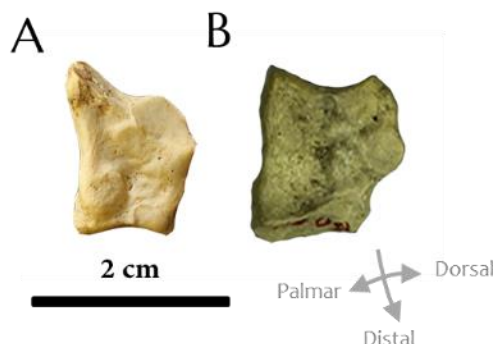


Figura VII. 38. Entocuneiforme de la subfamilia Mesotheriinae en vista lateral. **A.** Mesocuneiforme derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3443); **B.** Mesocuneiforme derecho de *Mesotherium cristatum* (= *Typotherium angustirostrum* MNHN Bol V 3724, holotipo).

ii. METATARSALES

El **Mt I** es un hueso similar en forma al Mc I pero marcadamente más reducido en anchura que este, con bordes lateral y medial convergente distalmente y con ligera orientación lateral. La epífisis distal está más ensanchada en el eje planto dorsal y ligeramente ensanchada transversalmente (fig. 32. Anexo III).



Figura VII. 39. Metatarsos II de la subfamilia Mesotheriinae en vista dorsal. **A.** Mt II izquierdo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12695), imagen especular; **B.** Mt II izquierdo de *Plesiotypotherium casirens* (=MNHN Bol V 3824, holotipo), imagen especular; **C.** Mt II de *Mesotherium cristatum* (MNHN. F. PAM 2, holotipo).

El **Mt II** es similar en forma al **Mc II**, en *Pl. achirens*, en *Pl. casirens* y en *M. cristatum* se observa que los bordes lateral y medial de la diáfisis son divergentes distalmente, lo cual es más marcado en *Pl. casirens* y en *M. cristatum*. El borde medial es marcadamente cóncavo en *Pl. casirens*, mientras que en *Pl. achirens* y en *M. cristatum* es recto (fig. VII. 39). En vista dorsal es característica una concavidad lateral en el borde lateral proximal de la epífisis proximal. El borde proximal está orientado distomedialmente en donde está la faceta longitudinal para el mesocuneiforme que tiene forma de “media luna”. En el borde medial de la epífisis proximal se observa dos facetas una dorsal y otra plantar de forma irregular (separadas en la zona media). Ambas contactan con el **Mt III**, mientras que el borde medial tiene una estructura rugosa en la que contacta con el entocuneiforme. Los bordes plantar y el dorsal son distalmente convergentes. El **Mt II** se diferencia del **Mc II** por una mayor longitud planto dorsal y por el borde plantar más proyectado plantarmente, además de la forma de las facetas, como por ejemplo que la faceta dorsomedial del *Pl. casirens* es mayor que la plantar, mientras que tanto dorsal como ventral son similares en tamaño en *Pl. achirens* (fig. 18 y fig. 33. Anexo III).



Figura VII. 40. Metatarsos III de la subfamilia Mesotheriinae en vista dorsal. **A.** Mt III derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F. ACH 44); **B.** Mt III izquierdo de *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo), imagen especular. **C.** Mt III izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN. F.PAM 2, holotipo), imagen especular.

El **Mt III** de *Pl. achirens* tiene los bordes lateral y medial ligeramente divergentes distalmente, lo cual es mucho más marcado en *Pl. casirens* y en *Me cristatum* que además son más robustos (fig. VII.40). El borde proximal es cóncavo con presencia de una faceta alargada longitudinalmente con una concavidad marcada en el parte media del borde lateral. En la cara lateral del borde proximal se observan dos facetas para el **Mt IV**, ambas de forma irregular y pseudorredondeadas. El borde plantar de la epífisis proximal está proyectado plantarmente. La faceta dorsal es mayor que la plantar. En vistas medial y lateral se observa un borde dorsal

prácticamente plano, mientras que el plantar es marcadamente cóncavo plantarmente (fig.34. Anexo III).

El **Mt IV** de *Pl. achirens* es muy ensanchado en la epífisis proximal, en la que presenta una amplia superficie articular para el cuboides en la cara proximal, con una marcada proyección plantoproximal de forma pseudotriangular, tal y como se observa en otros mesoterios. El Mt IV de *T. spegazzinianus* y *Me. cristatum* son mucho más robustos que los de muy *Pl. achirens* (fig. VII.41). El borde medial tiene dos superficies articulares (dorsal y plantar) aproximadamente del mismo tamaño en las que contacta el Mt III. En vistas dorsal y plantar se observan bordes lateral y medial cóncavos y distalmente divergentes. El borde lateral es más marcadamente cóncavo que el medial (fig. 35 C. Anexo III).

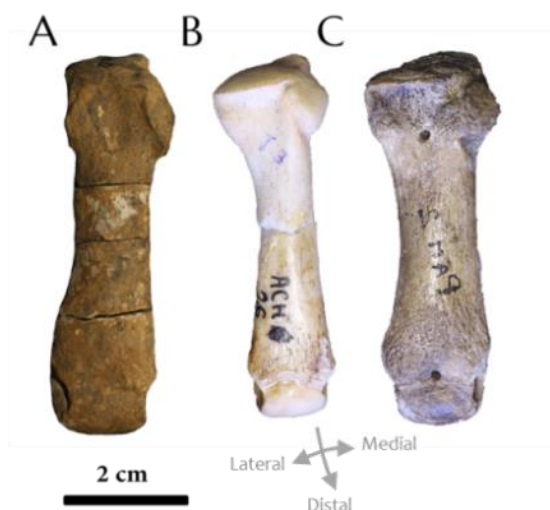


Figura VII. 41. Metatarsos IV de la subfamilia Mesotheriinae. **A.** Mt IV derecho de *Trachytherus spegazzinianus* (MNHN Bol V 11000); **B.** Mt IV derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH 26, holotipo); **C.** Mt IV izquierdo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo), imagen especular.

El **Mt V** de *Pl. achirens* es un hueso delgado cuya diáfisis es marcadamente cóncava ventralmente. En el borde proximal hay una amplia faceta medial en la que contacta el Mt IV (fig. 36. Anexo III). Los bordes lateral y medial del Mt V son distalmente divergentes en *Pl. achirens* y en *Me. cristatum*, mientras que en *Eu. lehmannitschei* tiene bordes mediales y laterales paralelos.

iii. FALANGES DEL AUTOPODIO POSTERIOR

Las falanges son mucho más reducidas en anchura que las de las manos y mucho más alargadas y decrecientes en anchura en dirección distal. Las falanges distales se reducen mucho en anchura y suelen acabar en punta, no se encuentran bifurcadas distalmente, pero en algunos ejemplares se puede observar un pequeño surco dorsal, principalmente en el dedo III (fig. VII.31).

CAPÍTULO VIII

Reconstrucción miológica y anatomía morfofuncional craneomandibular y del miembro anterior de la familia Mesotheriidae

A. INTRODUCCIÓN

Para la caracterización morfofuncional en animales extintos se emplea el paradigma expuesto por Radinsky (1987) y que identifica la relación entre la forma y la función. La concepción teórica de estos términos fue establecida por Bock y Von Whaler (1965) y por Plotnick y Baumiller (2000). La función es lo que hace un rasgo o cómo funciona (Vizcaíno *et al.*, 2016), así mismo una combinación de funciones desarrollarían una situación biomecánica promedio (*averaged biomechanical situation*) (Oxnard, 1963). Mientras que la facultad representaría el complejo entre forma y función; por otro lado el término rol biológico es el uso de la facultad para interactuar con el entorno (Vizcaíno *et al.*, 2016). En el caso de animales extintos sin representantes actuales, una de las aproximaciones morfofuncionales que se puede conseguir a la hora de inferir las funciones, facultades locomotoras y los posibles roles biológicos preferenciales, pasa por comparar con animales actuales con características biomecánicas conocidas.

Las características osteológicas apendiculares de la cintura escapular y del miembro anterior de distintas especies de mesoterios han sido comparadas con una amplia diversidad de taxones de distintas familias de mamíferos actuales de distintos tipos de locomoción conocida. La lista comparativa se indica en capítulo III. Además, se han comparado cuantitativamente las significancias biomecánicas de los distintos taxones de mesoterios según distintos índices biomecánicos del miembro anterior los cuales se indican en la tabla III. 1.

B. CRÁNEO Y MANDÍBULA

Los miembros de la familia la Mesotheriidae, y especialmente la subfamilia Mesotheriinae, tienen una conformación craneomandibular eminentemente rodentiforme, caracterizada por: (i) placa zigomática fuertemente desarrollada; (ii) los primeros incisivos, tanto superiores como inferiores, son masivos y (iii) pérdida de piezas dentarias y por lo tanto presencia de un marcado diastema superior e inferior. Sin embargo, los taxones de la subfamilia Trachytheriinae, comparten la presencia de una placa cigomática menos marcada y no se detecta un diastema tan marcado ni pérdida de piezas dentarias.

La configuración craneomandibular pseudorodentiforme se caracteriza por la presencia de tres complejos musculares fuertemente desarrollados en mesoterios: *temporalis*, *masseter* y *pterygoideus* (fig. VIII 1, 2). Los dos primeros son complejos musculares fuertes dedicados a los movimientos dorsoventrales en el plano parasagital durante la masticación. Los músculos pterigoideos y zigomáticomandibulares están dedicados a los movimientos transversales. Finalmente, el músculo *pterygoideus* parece ser el más fuertemente desarrollado en mesotéridos.

a. Reconstrucción miológica craneana

Los músculos presentes en el cráneo se pueden diferenciar fundamentalmente en tres complejos: *m. masseter*, *m. pterigoideus* y *m. temporalis*.

En el cráneo se observan amplias áreas de origen musculares. La mayor área es origen del complejo de músculos temporales, está localizada en la fosa temporal y delimitada caudalmente por las crestas nucas y lateralmente por la proyección dorsal de la cresta temporal. El área de origen del complejo masetero se sitúa ventrolateralmente sobre los arcos cigomáticos (fig. VIII. A, B).

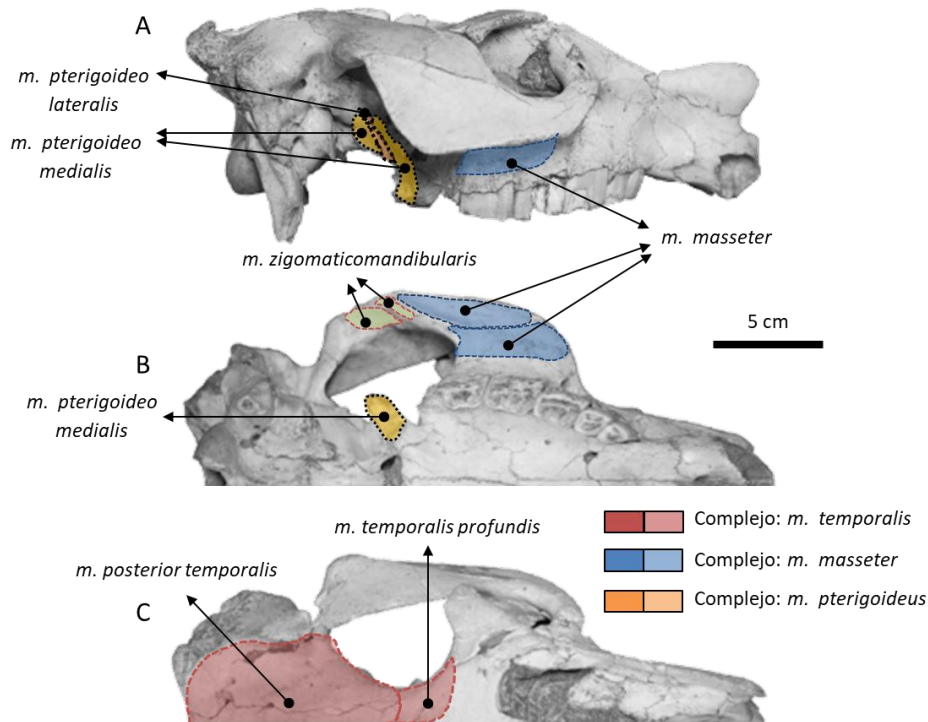


Figura VIII. 1. Cráneo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F. ACH 26, holotipo) con los orígenes de inserciones musculares en vistas: **A.** Lateral; **B.** ventral; **C.** dorsal.

El área de origen del complejo pterigoideo se encuentra en las crestas ectopterigoideas. Estas crestas se orientan ventralmente y están desplazadas caudalmente y alargadas ventrodorsalmente. En la zona medial de las crestas ectopterigoideas, se observa una concavidad medial, amplia desde el borde lateral de las crestas ectopterigoideas, y que correspondería también al área de inserción del complejo pterigoideo (fig. VIII. A, B). El área de origen de inserción del *m. zigomático mandibularis* se sitúa en el borde rostral de la fosa temporal del hueso frontal.

b. Reconstrucción miológica mandibular

La mandíbula de los miembros de familia Mesotheriidae se caracteriza lateralmente por una amplia área de inserción para el *m. maseter*. Este músculo, además, se inserta ventralmente por debajo de la rama mandibular, en la que se desarrolla una fuerte cresta lateroventral orientada lateralmente. Esta misma inserción ocupa lateralmente la práctica totalidad del borde caudal mandibular. En la parte dorsal de la rama mandibular y por debajo del cóndilo y del proceso coronoide, se sitúa el área de inserción del *m. zigomaticomandibularis*. En el borde rostral del proceso coronoide se sitúa la poca marcada área de inserción para el musculo temporal (fig. VIII.2 A).

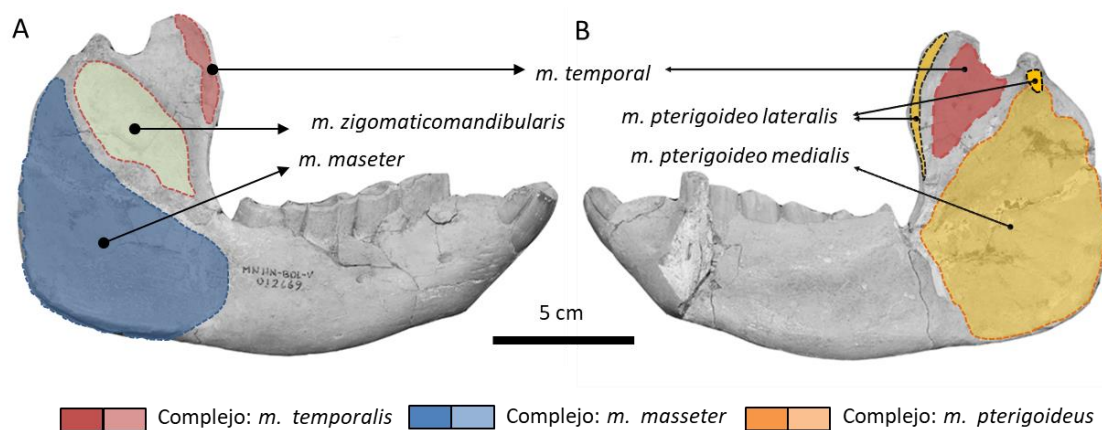


Figura VIII. 2. Inserciones musculares mandibulares. En vista. **A.** lateral y; **B.** medial de la mandíbula de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12669).

En la vista medial de la mandíbula destaca el área de inserción muscular del *m. pterigoideo medialis*. Este músculo ocupa gran parte de la cara medial de la rama mandibular, esta inserción destaca por la presencia de recrecimientos óseos irregulares en el borde caudal de la mandíbula. Debajo del cóndilo, se sitúa el área de inserción del *m. pterigoideo lateralis*, que también se inserta en el borde rostral del proceso coronoide que está ligeramente proyectado medialmente. Ventromedialmente al proceso coronoide destaca la faceta muscular de forma pseudotriangular para el *m. temporalis* (fig. VIII.2 B). En *Trachytherus alloxus*, la disposición muscular es prácticamente la misma, varía únicamente la forma del proceso coronoide que está más proyectado dorsalmente, más estrecho rostrocaudalmente y menos inclinado medialmente (fig. 4. Anexo III).

Tal y como sucede en otros notoungulados, el cóndilo articular de la mandíbula está localizado a la misma altura rostradistal del plano de oclusión de los dientes (Cassini y Vizcaíno, 2011). Esta característica que es propia de mamíferos herbívoros actuales, está considerada como una mejora en la fuerza de palanca, como por ejemplo la que aporta el músculo masetero (Cassini *et al.*, 2011). En el amplio estudio de los notoungulados santacrucenses realizado por Cassini *et al.* (2011), se establece una ventaja mecánica del músculo temporal en comparación con el masetero, en cuanto al aparente predominio del área de sección del temporal respecto a la del masetero. El

hegetoterio *Pachyrubos* es la excepción dentro de los notoungulados y, tal como sucede en herbívoros actuales, el masetero tiene una ventaja mecánica sobre el temporal (Cassini *et al.*, 2011).

En base a una comparación cualitativa de las superficies de inserción tanto del masetero como del temporal en la familia Mesotheriinae, se puede determinar una mayor superficie de inserción del músculo temporal que del masetero. El músculo pterigoideo, por la orientación de sus áreas de inserción y origen, se relaciona fundamentalmente con movimientos lateralizados, en los cuales también participa el *m. zygomaticomandibularis*. Debido a que el área de inserción del músculo pterigoideo es muy amplia, incluso superando a la del complejo temporal o masetero, se puede inferir que durante las fases de procesamiento de alimento, un gran componente del movimiento sería lateralizado.

Las comparaciones realizadas en cráneos y mandíbulas de un mismo individuo y posicionadas en oclusión (*Plesiotypotherium achirens* MNHN Bol V 12664 o MNHN.F. ACH 20; *Mesotherium cristatum* MNHN.F.PAM 2, holotipo), indican una diferencia de oclusión en cuanto a las anchuras de los dientes superiores e inferiores, con una mayor anchura del maxilar respecto a la mandíbula.

C. MIEMBRO ANTERIOR O TORÁCICO Y CINTURA ESCAPULAR

Se realiza una comparación exclusivamente de los huesos del miembro anterior o torácico ya que están bien representados en las colecciones y son conocidos para numerosos representantes de la familia Mesotheriidae. Además los restos del miembro posterior o pélvico en general están muy mal representados.

a. Articulación escapulohumeral o glenohumeral

La cintura escapular es completa en mesoterios. La presencia de una clavícula se relaciona con anchas zonas de inserción para los músculos *supraspinatus* e *infraspinatus*. Esos músculos ayudan a estabilizar la articulación glenohumeral y por tanto, contribuyen a evitar posibles dislocaciones (Argot, 2001; Fernández-Monescillo *et al.*, 2018). La plataforma acromial se bifurca proximocranealmente en el proceso hamatus (acromion) y caudalmente en el proceso suprahamatus (metacromion). Esta configuración se considera un carácter plesiomórfico dentro de los Eutheria (Meng *et al.*, 2003). Shockey *et al.* (2012) consideran un acromion afilado y un metacromion restringido distalmente como caracteres simplesiomórficos dentro de Notoungulata, siendo estos caracteres compartidos tanto por *Plesiotypotherium achirens* como por *Mesotherium cristatum*. En el proceso coracoideo se ancla el *m. coracobrachialis*, mientras que la *pars claviclaris* (*m. cleidobrachialis*) se inserta en la clavícula. Caudalmente, el músculo *biceps brachii* se inserta en el *tuberculum supraglenoidale*,

que se encuentra dirigido ventralmente en *Me. cristatum* si se compara con *Pl. achirensis*. El desplazamiento ventral del *tuberculum supraglenoidale* facilita el movimiento de flexión realizado por el *briceps brachii*, además el amplio contacto con la cabeza humeral de la cavidad glenoidea ayuda a la estabilización de la articulación en *Me. cristatum*. Las escápulas de *Pl. achirensis* y *Me. cristatum* muestran además una pequeña fosa subescapular para la inserción del *m. teres major* fuertemente desarrollada en este último taxón y desplazada caudalmente, tal y como se observa en úrsidos (Davis, 1949), cuya forma general de la escápula es muy similar a la de *Me. cristatum*. Esta inserción muscular está proyectada caudodistalmente, lo que favorece un mayor momento de palanca del *m. teres major* (Maynard Smith y Savage, 1956; Argot, 2001) especialmente durante el movimiento de retracción del húmero (Hildebrand, 1985; Kley y Kearney, 2007). En el movimiento de flexión del húmero, actúan conjuntamente los músculos *teres major*, *triceps brachii caput longum* y *caput humerale*.

En *Pl. achirensis* y en los demás mesoterios comparados, la cabeza ulnar es marcadamente redondeada, lo que facilitaría los movimientos de aducción del brazo. Por otro lado, el gran desarrollo del tubérculo mayor localizado laterocranealmente limitaría los movimientos de abducción y de extensión de la articulación glenohumeral, y por lo tanto, se restringirían al plano parasagital (Argot, 2001; Polly, 2007; Candela y Picasso, 2008). El gran desarrollo del tubérculo mayor se relaciona con la necesidad de estabilización del húmero (Szalay y Sargis, 2001). En todos los mesotéridos se observa un desarrollo caudolateral de la tuberosidad bicipital del radio, en la cual se inserta el *m. biceps brachii* (Argot, 2001, 2002).

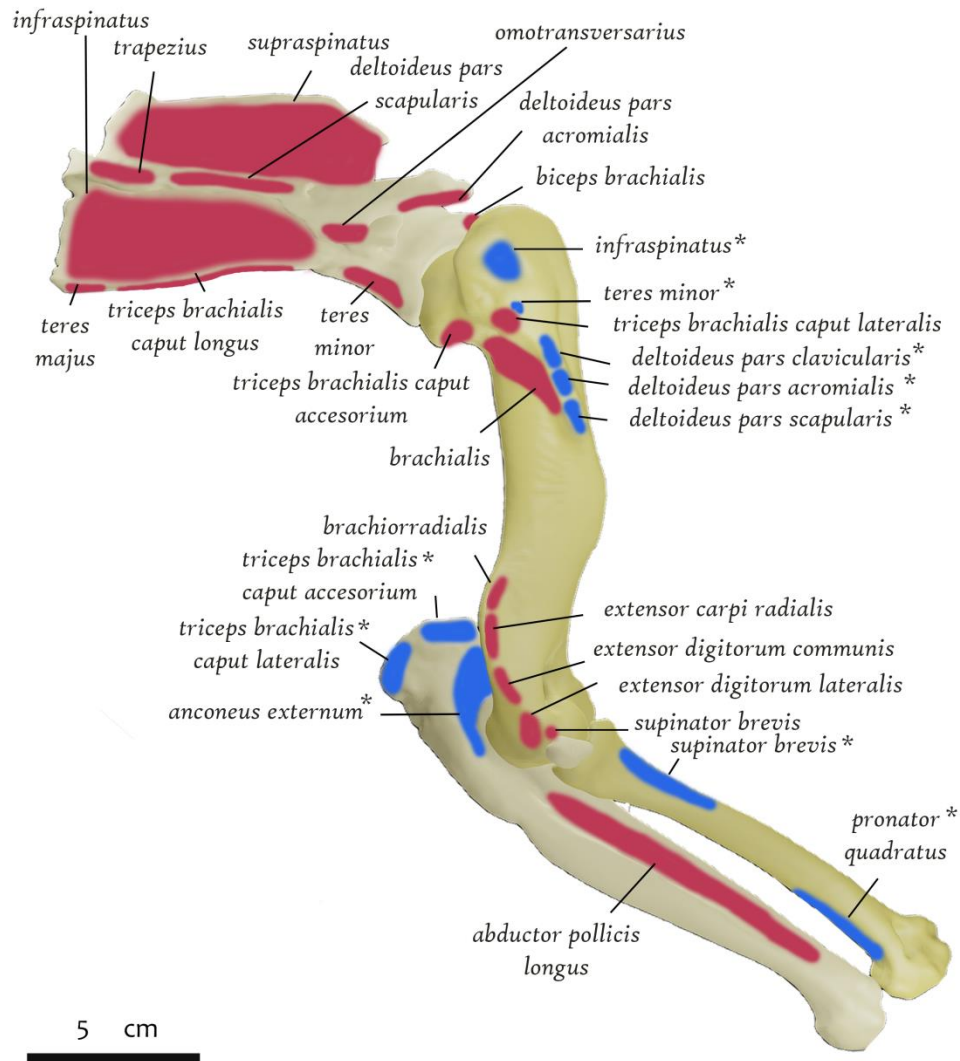


Figura VIII. 3. Ilustración de la reconstrucción miológica del miembro anterior en vista lateral de *Plesiotypotherium achirensense*, en las que se muestran las áreas de origen muscular (en rojo) y las zonas de inserción (en azul y marcadas con *) (ver Fernández-Monescillo *et al.*, 2018).

En la cresta deltoidea se insertan los fuertes músculos *deltoideus pars acromialis*, *pars scapularis* y *pars spinalis*. El *m. pectoralis major* y el *m. deltoideus pars clavicularis* actúan como abductores. Unos poderosos músculos pectorales se requieren para movimientos de aducción, tal y como ocurre en mamíferos con la facultad eminentemente excavadora (*Ctenomys* sp.), semiexcavadora (*Euryzygomatomys* sp. y *Carterodon* sp.), en los puercoespines arbóreos o roedores semiacuáticos (*Myocastor coypus*; Candela y Picasso, 2008). El proceso hamatus, en el cual se ancla el *m. deltoideus pars acromialis*, es alargado ventrocranealmente y convexo medialmente en *Pl. achirensense*, *Ps. maendrum* y *M. cristatum*. Su desarrollo no es tan marcado como en *Tamandua*, pero se encarga de los movimientos de protracción y abducción del húmero (Taylor, 1978). Cuando el *m. deltoideus* está bien desarrollado, como pasa en mesotéridos, el *pars scapularis* actúa como un músculo flexor. En *M. cristatum*, la cresta

deltoidea está orientada distalmente, lo que permite incrementar la aducción del húmero mediante la flexión de los músculos *deltoideus* y *pectoralis* (fig. VII.9).

b. Articulación humeroulnar y humeroradial

En vista craneal y caudal la mitad distal de los húmeros de los mesoterios estudiados es similar a animales actuales con la facultad de excavar, tales como el tejón americano (*Taxidea* sp.; Shockey *et al.*, 2007). Las principales similitudes son los anchos del entepicóndilo y del epicóndilo lateral y una marcada *cresta supracondilaris lateralis* (cresta supracondilar lateral). Esta cresta permite una amplia superficie de inserción para el *m. brachiorradialis*, el *m. extensor carpi radialis* y otros músculos de la muñeca y de los dedos (Salesa *et al.*, 2008). Los músculos abductores tienen un importante rol, tal y como demuestra la amplia faceta muscular en cara lateral de la ulna para el *m. abductor digiti I longus*. En el entepicóndilo amplio, masivo y proximodistalmente alargado, se localizan varias zonas de origen de músculos flexores de la mano y los dedos (fig. VIII.4).

El *m. triceps brachii caput mediale accesorium* (*m. epitrochleo-anconeus* y el *m. anconeus internus*) inserta en la cara medial del olecranon, tal y como se observa en el codo del oso hormiguero *Tamandua* sp. y de la zarigüeya *Didelphis* sp. En estos taxones, la reducción de las fuerzas de torsión durante la actividad excavadora quedaría aplacada por estos músculos en lugar de por un mecanismo óseo (Taylor, 1978).

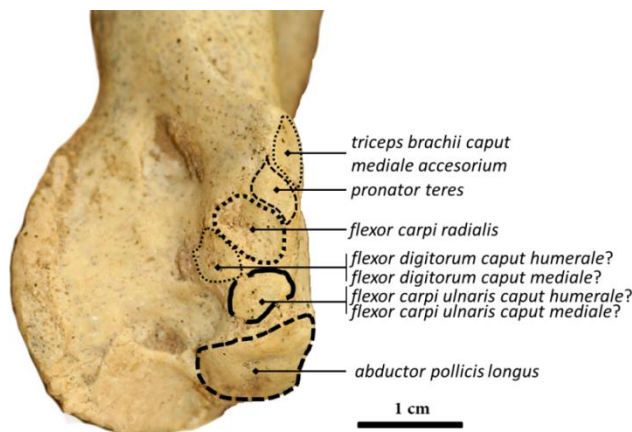


Figura VIII. 4. Vista lateral del entepicóndilo del húmero derecho de *Plesiotypotherium achirense* (MNHN Bol V 12987) mostrando las inserciones musculares de los principales músculos flexores del antebrazo (ver Fernández-Monescillo *et al.*, 2018).

Este mismo mecanismo muscular que cuenta con la presencia de los *m. anconeus* y *m. triceps brachii caput mediale accesorium*, es el que es inferido en mesoterios. En este caso, la acción muscular usaría como anclaje el olecranon, lateralmente o medialmente, teniendo como resultante una aducción o una abducción respectivamente, con lo que la articulación humeroulnar quedaría estabilizada. En este mismo sentido, el índice epicondilar (EI, tabla VIII.1) es mayor para *Pl. casirense* que para otros mesoterios comparados (32,3-37,55) y se relaciona con fuerzas de extensión del codo.

De acuerdo con Candela y Picasso (2008), un epicóndilo robusto puede facilitar los movimientos de flexión en animales arbóreos como por ejemplo en el roedor *Dactylomys* sp. y estabilizar la articulación humerorradial en animales con facultad excavadora de tipo “raspador” (*scratch-diggers*), como ocurre en puercoespines actuales (McEvoy, 1982).

Un índice de robustez humeral (HRI) superior a 30 y un índice braquial del radio (BR(r)) menor a 90, son consistentes con una facultad excavadora (Shockey *et al.*, 2007).

En vista medial, la ulna de los mesoterios tiene una faceta amplia para el *m. digitorum profundus* que conjuntamente a un entepicóndilo bien desarrollado, se considera una evidencia de una alta actividad de flexión para este músculo tal y como se infiere en el condilartro extinto *Arctocyon primaevus* (Argot, 2012). El labio medial de la tróclea está orientado distalmente en todos los mesoterios estudiados, con excepción de *T. alloxus*. Esta configuración del labio de la tróclea previene la dislocación de la articulación del codo ante fuerzas transversales. La presencia de un sesamoideo radial en el codo se conoce en *T. alloxus* (Shockey *et al.*, 2007), *C. munozzi*, *Pl. achirensense* y *Pl. casirensense*. Tal y como indica Shockey *et al.* (2007), en el caso de *T. alloxus*, la función de este hueso es desconocida, pero podría estabilizar la articulación y evitar la dislocación del codo. El olecranon de todos los taxones comparados se encuentra mediolateralmente ensanchado y orientado medialmente, con superficies irregulares que marcan las zonas de inserción del *m. triceps brachii* y del *m. anconeus*; ayudando ambos al movimiento de extensión del codo, lo que parece común a todos los mesoterios. Un olecranon alargado implica un buen desarrollo del *m. triceps brachii* y por lo tanto, una marcada extensión del antebrazo (Argot, 2001). En cuanto al *m. anconeus*, se sugieren que está implicado en otras muchas funciones tales como estabilizar la articulación y evitar la flexión en posición estática (Ercoli *et al.*, 2014). Este músculo está bien desarrollado tanto en animales trepadores, como en animales terrestres con un uso de sustrato de tipo excavador (ver Ercoli *et al.*, 2014).

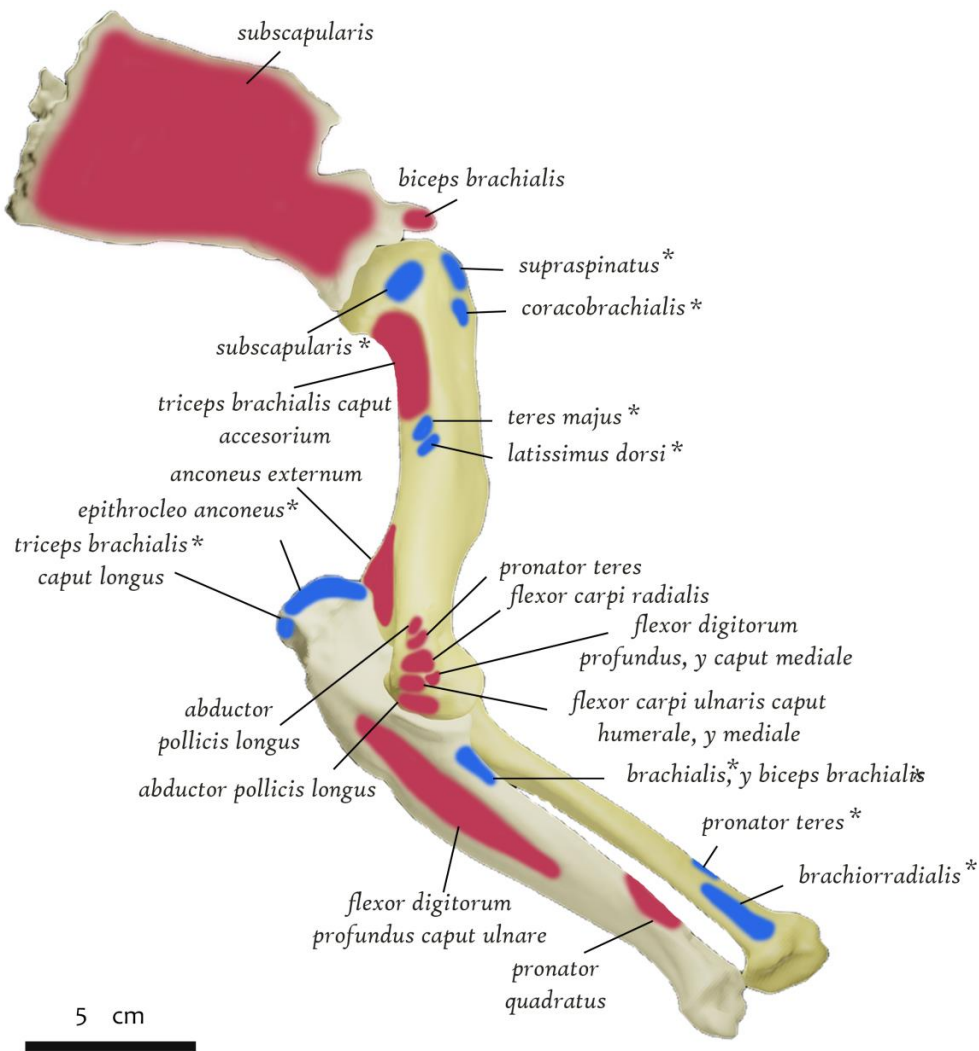


Figura VIII. 5. Ilustración en vista medial de la reconstrucción miológica del miembro anterior de *Plesiotypotherium achirensis*, en las que se muestran las áreas de origen muscular (en rojo) y las zonas de inserción (en azul y marcadas con *) (ver Fernández-Monescillo *et al.*, 2018).

La cresta supracondilar lateral está bien desarrollada y se relaciona con la inserción de músculos extensores, como por ejemplo los *m. extensor carpi ulnaris* y *m. supinator brachiorradialis*. En *Tamandua* sp., la inserción de este último músculo ha migrado proximalmente (Taylor, 1978). Esta condición no está tan marcada en mesoterios, y en estos morfológicamente es más similar a la de *Didelphis* sp. con un desarrollo marcado del *m. brachiorradialis*, y por lo tanto, de los movimientos de supinación. En animales terrestres con un uso de sustrato fundamentalmente excavador y altamente especializados como el armadillo *Dasyus* sp., no hay prácticamente desarrollo del *m. brachiorradialis* y la supinación se encuentra restringida (Olson *et al.*, 2015).

Especies	Especimen	BI(r)	HRI	IFA	URI	EI	BI(u)	RRI
<i>Caragatypotherium munozi</i>	SGO PV 22500 (I), holotipo			30,64	7,72			7,61
<i>Plesiotypotherium achirens</i>	MNHN ACH 18 (D)	92,56	12,26			32,27		7,81
	MNHN Bol V 12687 (D)	89,5	10,5	32,91	9,17	32,27	120,76	6,72
	MNHN Bol V 12768 (D)		12,87			31,32		
	MNHN-Bol V 12768 (I)		12,24			33,33		
	MNHN Bol V 12760 (D)							7,39
	Media	91,03	11,97	32,91	9,17	32,30	120,76	7,31
<i>Plesiotypotherium casirens</i>	MNHN Bol V 3724 (D), holotipo	93,16	13,84	32	8,64	37,55		8,49
	MNHN Bol V 3724 (I), holotipo			29,57	8,73		119,34	8,05
	Media	93,16	14,84	30,78	8,69	37,55	119,34	8,27
<i>Mesotherium cristatum</i>	MNHN.F.PAM 2 (D), holotipo	88,78	11,37	34,53	8,2	33,77	119,56	7,49
<i>Trachytherus alloxus</i>	MNHN. F. SAL 7 (I)		19,09			32,85		
	MNHN.F. SAL 1738 (I)				8,32			
	UF 91933 (I)	90,27						
	Media	90,27	19,09		8,32	32,85		

Tabla VIII. 1. Índices biomecánicos o funcionales del miembro anterior de distintas especies de mesoterios. Abreviaturas: D, huesos derechos; I, huesos izquierdos (ver Fernández-Monescillo *et al.*, 2018).

La escotadura ulnar es abierta en mesoterios y se relaciona con amplios movimientos de extensión y de flexión del codo (Argot, 2001). El ángulo máximo y mínimo que permite la articulación del codo, ha sido estimado en base al húmero, radio, ulna y sesamoideo radial derechos de un ejemplar de *Pl. achirens* (MNHN Bol V 12687, ver fig. VIII.5), y es 120° en extensión y 25-30° en flexión. Tanto el movimiento de supinación como el de pronación se encuentran favorecidos tal y como se infiere porque la ulna y el radio no están fusionados; además el capítulo del húmero es redondeado y forma un continuo óseo con la tróclea (Szalay y Dagosto, 1980; Rose, 1993). El *m. pronator quadratus* está bien desarrollado, con amplias inserciones en la ulna y en el radio, especialmente en *T. alloxus* y *Pl. casirens*. En esos casos, este músculo actúa estabilizando ambos huesos (Argot, 2001). El prominente entepicóndilo indica un fuerte desarrollo de otro músculo pronador como es el *m. pronator teres*, lo cual es consistente con la presencia de otros flexores. Además, movimientos de supinación y pronación son comunes en animales durante la función excavadora (Ercoli *et al.*, 2014), así como en animales que manipulan objetos como el *Castor* (Tedford y Harrington, 2003; Rybczynsky, 2007), pero no aparecen en animales altamente especializados como topos, armadillos y pangolines (Polly, 2007), probablemente debido a su fuerte especialización para la función excavadora.

Los mesoterios tienen una gran presencia de extensores y flexores en la articulación humeroulnar y humerorradial, por lo tanto, las funciones de extensión y flexión están favorecidas.

Estos mismos rasgos se observan en animales cuyas características osteológicas y musculares son aptas para una eficiente capacidad excavadora. Para facilitar la acción de los miembros durante la función excavadora, se ha demostrado que se vería facilitada manteniendo un centro de gravedad cerca del sustrato por lo que aumentaría la estabilidad además del control de movimientos (Ercoli *et al.*, 2014). Para este acercamiento al sustrato los músculos extensores de los miembros anteriores de los mesoterios deberán actuar para mantener la posición estática, cambiando simultáneamente el peso de un miembro a otro y así acomodar estabilidad de un lado con la acción excavadora del otro miembro. Estos serían los movimientos propios de la función excavadora de tipo raspadora o *scrath-digger* (Hildebrand, 1985; Kley y Kearney, 2007), que se caracteriza por movimientos de palada alternativos entre los miembros anteriores, y con orientación en el plano parasagital (Campbell, 1938; Reed, 1951; Gasc *et al.*, 1985; Hildebrand, 1985).

c. Articulación entre zeugopodio y autopodio.

En todas las especies de mesoterios comparadas, el borde proximal de los carpales semilunar y escafoides es marcadamente cóncavo proximalmente y contacta con la superficie convexa de la *facies articularis carpea* del radio, que indicaría un buen ángulo de flexión y extensión de la articulación. Las inserciones del lunar y del escafoides con los demás carpales distales forman unos contactos bien intrincados entre sí, por lo que actuarían como una estructura común. Las zonas de unión proximal de los Mc III y IV están en contacto estrecho entre sí, y con los carpales adyacentes, formando fuertes uniones sin capacidad de rotación, con excepción del Mc IV. Los metacarpianos son fuertemente convexos distalmente, lo que implicaría amplios movimientos de rotación en la articulación metacarpo-falange proximal (en el plano sagital o parasagital), y a su vez, una eficiente flexión-extensión a cada tracción durante la excavación. Las terceras falanges, o falanges ungueales, se encuentran bifurcadas en la parte dorsal, tal y como ocurre en otros excavadores como pangolines, armadillos y topos (Hildebrand, 1974; Kardong, 2015); además, sus bordes distales se encuentran mediolateralmente ensanchados. Evidentemente, estas falanges se encontrarían enfundadas en pezuñas, lo cual incrementa la superficie de contacto a cada nuevo golpe o raspado a la hora de excavar.

D. DISCUSIÓN

a. *Aparato masticatorio*

En vista lateral se observan diferencias en altura de los dientes contiguos (más marcado en dientes inferiores que en superiores p4-m1). Además, la superficie oclusal está orientada ventrolateralmente en las mandíbulas. En molares y premolares, la disposición predominante del esmalte se localiza en las caras labial y lingual y suele estar ausente o muy poco marcado en las caras mesial y distal. Todas estas evidencias, a falta de un análisis más exhaustivo y cuantitativo, indicarían un movimiento predominantemente lateral en lugar de rostrocaudal. En este sentido, se debería observar en detalle las facetas de desgaste establecidas entre la dentina y el esmalte, así como el grado de angulación del esmalte en futuros estudios. Se tendría también que tener en cuenta cómo es el borde de salida y de ataque de los dientes y establecer la dirección de movimiento durante el ciclo masticatorio (Vizcaíno *et al.*, 2016). Billet *et al.* (2009) indican la predominancia de un movimiento subhorizontal de la mandíbula para los taxones hipsodontes como *Trachytherus alloxus* basándose en el patrón de microdesgaste; y Croft y Weinstein, (2008) indican una capacidad pastadora o de consumidor mixto para este mismo taxón. Los representantes de las subfamilias Trachytheriinae y Mesotheriinae difieren por un lado en la fórmula dentaria, además de mostrar características propias de la corona (corona alta y corona de crecimiento continuo respectivamente). Estas diferencias entre las dos subfamilias indicarían distintas dietas, pero se necesitan más estudios comparativos para establecer más exhaustivamente las distinciones entre ambas.

En base a las características rodentiformes y las características musculares que componen el aparato masticatorio, se propone una posible facultad excavadora y remoción de sustrato por medio del aparato masticatorio, y conocida como *chisel-tooth digging* (Reed, 1958; Jarvis y Sale, 1971; Hildebrand, 1985; Laville, 1989). Se ha informado que en animales excavadores de tipo *scratch-digger* existen también movimientos complementarios craneales (principalmente ascendentes) mediante los cuales complementan la facultad excavadora de los miembros (Puttick y Jarvis, 1977; Hildebrand 1985; Gasc *et al.*, 1986; Laville *et al.*, 1989; Gambaryan y Gasc, 1993). Esto mismo se infiere en el caso de los mesoterios, y especialmente en los mesoterinos debido a sus características craneomandibulares eminentemente rodentiformes.

b. *Anatomía morfofuncional y características de los mamíferos con un uso mayoritario de sustrato de tipo excavador scratch-diggers*

Las características comunes de estos animales y de su actividad motriz mayoritaria, se reflejan en los elementos esqueléticos (Bou *et al.*, 1990; Hildebrand y Goslow, 2001) y ha sido compilada por Rose *et al.* (2014): (i) una escápula ancha relacionada con fuertes músculos retractores humerales y estabilizadores del hombro; (ii) un húmero robusto que resista las fuerzas de flexión, cizalla y torsión

durante la actividad excavadora (Quaife, 1978; Hildebrand, 1985); (iii) un prominente epicóndilo medial en el que se anclan músculos flexores de la muñeca y de las falanges; (iv) un olecranon alargado para la extensión de los músculos del codo (Hildebrand y Goslow, 2001); (v) un radio corto; y finalmente (vi) carpales y metacarpos compactos y garras afiladas (Quaife, 1978).

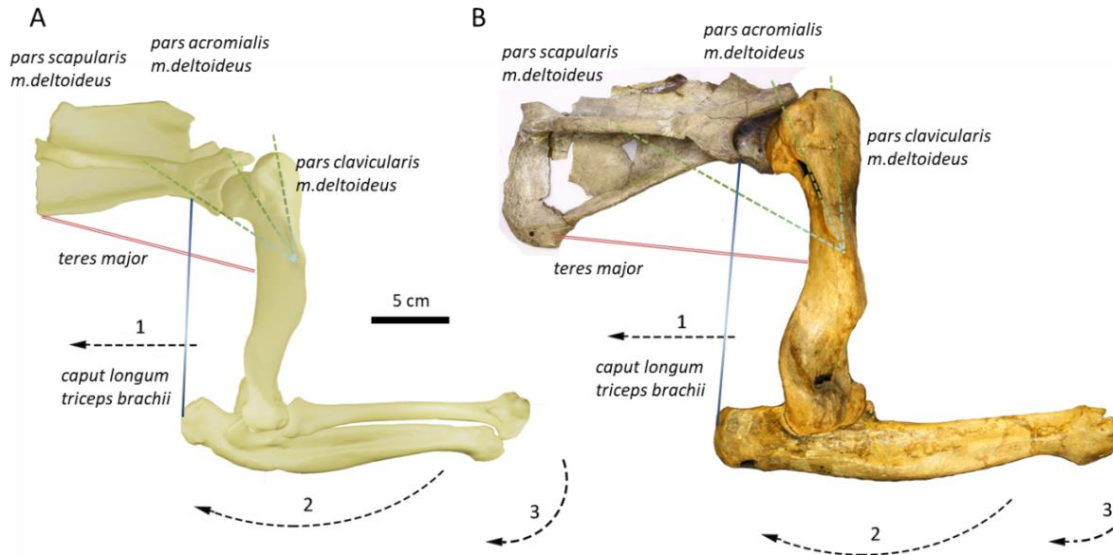


Figura VIII. 6. Líneas esquemáticas de acción durante la excavación. **A.** de *Plesiotypotherium achirens* (escápula derecha MNHN Bol V 12617; húmero, ulna, radio y sesamoideo radial derechos MNHN Bol V 12678). **B.** Líneas de acción de *Mesotherium cristatum* (condición derivada; escápula, húmero, ulna derechos MNHN.F.PAM 2, holotipo).

Los mesoterios comparten algunas de estas características osteológicas como son: (i) húmero robusto; (ii) entepicóndilo bien desarrollado; (iii) olecranon alargado; (iv) radio corto; (v) mano robusta con fuertes carpales y falanges; y finalmente (vi) falanges ungueales afiladas y bifurcadas. Estas características osteológicas además de las reconstrucciones miológicas permiten inferir las direcciones fundamentales de las funciones musculares (mayoritariamente flexiones, extensiones, y minoritarias aducciones, abducciones, pronaciones y supinaciones). Concuerdan con una locomoción eminentemente terrestre, con un rol biológico, en el ambiente en el que se desenvuelven, de búsqueda de alimento en el sustrato terrestre. Por lo que se infiere un modo de vida mayoritariamente ligado a ese tipo de actividades. De acuerdo con el análisis osteológico comparativo y con las propiedades funcionales inferidas para la familia, se considera al taxón *Mesotherium cristatum* como el más derivado de acuerdo con la facultad excavadora de tipo *scratch-digger*.

Algunas características osteológicas son compartidas con animales conocidos por tener esas mismas habilidades funcionales tales como: el mustélido *Taxidea*, el prociónido *Nasua* y el oriocteropódido *Orycteropus* (Patterson, 1975; Gomper 1995; Michener, 2004). El tipo de excavación *scratch-digger* se caracteriza por movimientos rápidos y alternativos de cada miembro (Holliger, 1916; Hickman, 1985). Además, estos movimientos se realizan principalmente en el plano parasagital los

cuales están delimitados al máximo de la anchura lateral marcada por la distancia lateral entre el punto de giro del húmero con la escápula.

En animales terrestres que comparten este modo de excavación de *scratch-digger*, como por ejemplo en algunos roedores, se ha documentado además de la excavación mediante el uso del miembro anterior, el uso de incisivos para remover el sustrato (Agrawal, 1967; Lessa y Thaler, 1989; Lessa y Stein, 1992; Ebensperger y Bozinovic, 2000; Stein, 2000).

Si se compara con otros animales en cuanto al uso del sustrato en locomoción tales como: (i) animales cursoriales, adaptados para correr en espacios abiertos (Gregory, 1912), cuadrúpedos terrestres con miembros orientados verticalmente y que se mueven en el plano parasagital (Stein y Casinos, 1997); animales que maximizan la velocidad de locomoción utilizando un diseño que minimiza el costo energético (Carrano, 1999), coincide con reducción incluso pérdida de dígitos laterales que reduce el área de contacto o de soporte (perisodáctilos y artiodáctilos; Gambaryan, 1983); (ii) los animales de locomoción nadadora se caracterizan por la presencia de un olecranon alargado, un entepicóndilo desarrollado y grandes músculos pectorales que desarrollen amplios movimientos de abducción (Polly, 2007). Algunas de estas características son compartidas en animales terrestres, cuyos roles biológicos mayoritarios se delimitan en entornos semiterrestres o semisubterráneos (obtención de alimento). Los mesoterios tienen falanges cortas y robustas en comparación con animales con una locomoción natatoria especializada. Estos últimos poseen largos dígitos que incrementan considerablemente el área del autopodio anterior. En animales cuyo uso del sustrato, en el caso de la locomoción, está ligado mayoritariamente a ambientes arbóreos poseen miembros alargados, con largas falanges distales y curvadas palmarmente y hombros con gran capacidad de rotación (Cartmill, 1974).

E. RECONSTRUCCIÓN PALEOBIOLOGICA DE *PLESIOTYPOTHERIUM ACHIRENSE*

La reconstrucción en vida de *Plesiotypotherium achirens* se ha realizado en base a las medidas promedio de los huesos y a las características osteológicas del taxón. Como resultado de la reconstrucción paleobiológica se propone un aspecto en vida del taxón similar al que aparece en la fig. VII.42.

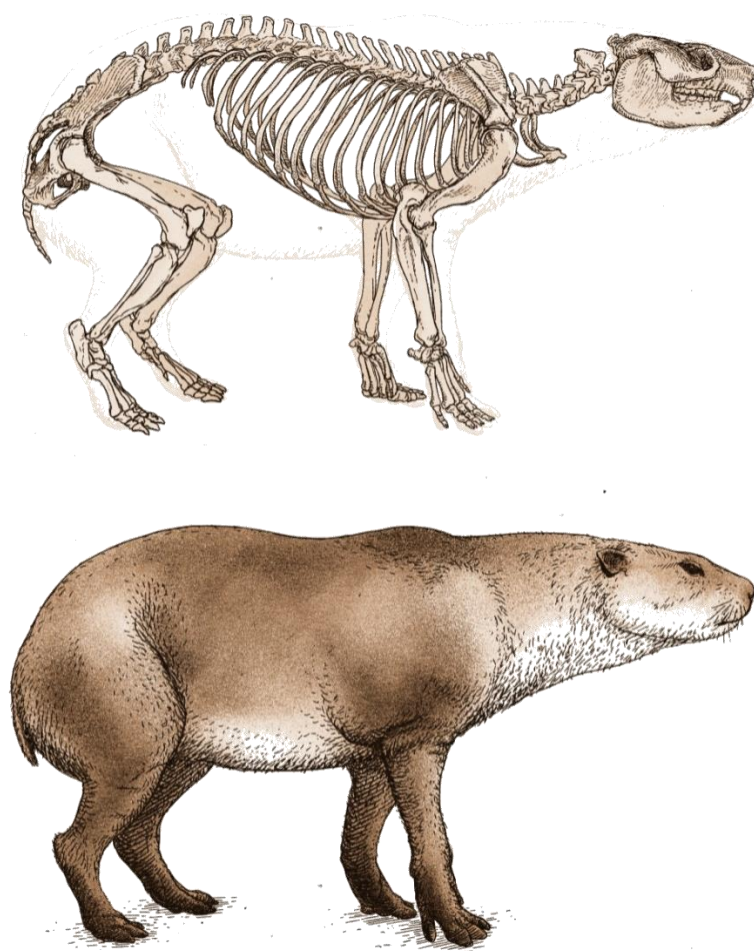


Figura VIII. 7. Reconstrucción paleobiológica del esqueleto de *Plesiotypotherium achirens*, efectuada mediante las medidas relativas corporales de cada hueso. Reconstrucción elaborada por Juan Esteban Rodríguez (JER: <http://juanestebanartwork.com/>).

F. CONCLUSIONES

Del estudio morfofuncional del aparato masticador de los mesoterios se obtienen las siguientes conclusiones:

- a. La presencia de incisivos masivos, superiores e inferiores, ligados a un amplio diastema se identifica como un patrón rodentiforme.
- b. Respecto a las áreas de inserción de los principales músculos dedicados a la masticación, se infiere una mayor área de los músculos temporales que de los maseteros. En el caso de los mesoterios, se observa una gran superficie de inserción para el complejo de músculos pterigoideos, que incluso se estima superior a la superficie de inserción del músculo mastoideo. Esta característica se relaciona con amplios movimientos musculares predominantemente laterales, probablemente ligados al procesado de alimento a nivel molar y premolar. Otras evidencias del movimiento marcadamente lateralizado o circular en la zona premolar o molar son la presencia prácticamente exclusiva de esmalte en las caras lingual y labial de los molares y premolares, además del fuerte escalonamiento de las piezas molares y premolares que podría limitar los movimientos con orientación rostródial.

El estudio **comparativo y morfofuncional del miembro anterior** de distintos taxones de la familia Mesotheriidae informa primeramente de lo altamente constante que es el esqueleto apendicular en la familia de forma general. Las conclusiones específicas son:

- a. Una buena estabilización de la articulación glenohumeral, principalmente por la fuerte configuración muscular (*m. infraspinatus*, *m. supraspinatus*, *m. subscapularis* y *m. coracobrachialis*), pero también por la existencia de un marcado componente óseo compuesto por: (i) un gran trocánter proyectado proximalmente, lo que además limita los movimientos de extensión; (ii) una cintura escapular completa; (iii) una espina escapular alta; (iv) un acromion alargado; (v) una cresta deltoidea bien desarrollada.
- b. La articulación entre zeugopodio y autopodio anterior, se caracteriza por un fuerte ensanchamiento distal debido a la presencia de entepicóndilo y epicóndilo lateral. Por otro lado, el labio medial de la tróclea se encuentra orientado distocranealmente, existe también la presencia de un sesamoideo radial y un olecranon ensanchado craneocaudalmente. Contrariamente a lo que se observa en animales fosoriales extremadamente especializados, *Plesiotypotherium achirensense* tiene ulna y radio independientes, la *fovea carpi radialis* es ancha y redondeada, además de que la tróclea ulnar es abierta y el *capitulum* del húmero es redondeado. Estas características permiten inferir marcados movimientos de pronación supinación del zeugopodio y del autopodio anterior.
- c. La mano es fuerte con carpos, metacarpos y falanges robustos y con falanges ungueales ensanchadas lateromedialmente y bífidas o bifurcadas, que es común entre los mesoterios comparados.

En base a estos resultados se definen los siguientes aspectos:

a. Las características óseas y la estructura muscular inferida para los mesoterios permiten reconocer una facultad eminentemente excavadora, ligada al sustrato terrestre, semiterrestre o semisubterráneo. Estas características osteológicas asociadas a las características miológicas infieren mejoras en los movimientos propios del proceso excavador: (i) retracción del miembro, (ii) extensión de la articulación humeroulnar o humeroradial, (iii) flexión de la articulación ulnocarpal o radiocarpal. Además las estructuras óseas y musculares permiten inferir movimientos supinadores y pronadores del zeugopodio y del autopodio anterior que no estarían ligados directamente con el movimiento de remoción directa del sustrato, sino con una mayor movilidad lateromedial, quizás dedicados en la extracción posterior del sedimento previamente removido u otras facultades ligadas a estos tipos de movimientos.

b. De todos los taxones de mesoterios analizados se infiere que la especie derivada *Mesotherium cristatum* posee unas adaptaciones osteológicas que favorecen la actividad excavadora, como son: (i) desplazamiento caudal del borde distal de la escápula, lo que se aumenta el momento de palanca de los principales músculos flexores de la articulación glenohumeral, principalmente de la zona de inserción del *m. teres major*; (ii) cresta deltoidea masiva localizada más distalmente y orientada laterocaudalmente, gracias a lo que aumentan los momentos de palanca principalmente de los músculos deltoideos (*pars clavicularis*, *pars scapularis* y *pars acromialis*); (iii) la cresta supracondilar lateral se encuentra proyectada lateralmente en el húmero, lo cual favorece los movimientos principalmente de extensión del autopodio, así como los de supinación del zeugopodio.

CAPÍTULO IX

Morfología de la cavidad craneana en la familia Mesotheriidae e inferencias en la encefalización y el desarrollo cerebral en notoungulados

Serres (1867) describe la cavidad endocraneana del mesoterio *Mesotherium* sp., esta descripción es la primera realizada para un notoungulado, que posteriormente fue figurada y analizada por Gervais (1872). La tomografía computarizada ofrece una posibilidad sin precedentes para acceder a cavidades endocraneanas. Muchos estudios previos (Tabla 1. Anexo IV) en cavidades de notoungulados y litopternas se han centrado en aspectos neuromorfológicos (expansión neocortical, patrón de surcos, tamaño relativo de lóbulos) y de tamaño relativo cerebral (p.ej., volumen encefálico, estimación de masa corporal).

En este capítulo se propone: i) describir en detalle la morfología de la cavidad endocraneana de algunos géneros de mesoterios (*Trachytherus alloxus*, *Eutypotherium lehmannitschei*, *Plesiotypotherium achirensense* y *Pseudotypotherium maendrum*); ii) comparación con previos estudios endocraneales de mesoterios (*Tr. spegazzinianus*, “*Typotheriopsis*” *internum* y *Mesotherium cristatum*); iii) estimar el coeficiente de encefalización (EQ), el coeficiente neocortical (NR), el piriforme (PR) de los mesoterios, y finalmente iv) analizar el tamaño relativo del cerebro de los mesoterios con otras familias del orden, y comparación con artiodáctilos fósiles holárticos.

A. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA Y COMPARACIONES

La terminología empleada en las descripciones endocraneanas se basa en Dozo y Martínez (2015) que a su vez está basada en los trabajos pioneros de Simpson (1932, 1933a, 1933b), Patterson (1937), Brauer y Schober (1970), Radinsky (1978, 1981), Dozo (1997) y Macrini (2009).

En este capítulo, primeramente se realiza una descripción de las cavidades craneanas de los distintos mesoterios y se comparan con otras cavidades craneanas de otros notoungulados (tabla 1, anexo IV).

a. Descripciones de la cavidad craneana en mesoterios

i. RINENCÉFALO

En la mayoría de los taxones estudiados y con excepción de *Trachytherus spegazzinianus* (UNSJPV 112) y *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 2925), no están preservados los bulbos olfatorios, posiblemente debido a la rotura de la placa cribiforme. En *P. maendrum* se observa una separación medial tal y como sucede en la mayoría de los notoungulados —*Leontinia*; Radinsky, (1981) o *Rhynchippus*, (Dozo y Martínez, 2015)—. Los pedúnculos olfatorios son cortos y no están cubiertos dorsalmente por el neocortex. Los bulbos olfatorios de *T. spegazzinianus* son proporcionalmente más alargados y más orientados rostralmente que los de *Pseudotypotherium maendrum* (fig IX. 1 B, fig IX.3.B). El volumen total de los bulbos olfatorios es de ca. 4,89 % para el ejemplar UNSJPV 112 de *T. spegazzinianus* y de ca. 3 % para el espécimen MACN PV 2925 de *P. maendrum* (tabla IX.1). A pesar de la mala conservación de los bulbos olfatorios en algunos ejemplares, se observa que los lóbulos olfatorios de *T. spegazzinianus* se orientan rostralmente (fig.

IX.1 B), mientras que en *T. alloxus* y los otros mesoterinos, se orientan dorsalmente (figs. IX.2 B, IX.3 B y IX.4 B). Esas dos configuraciones constituyen los dos morfotipos de lóbulos olfatorios en la familia. La disposición de los lóbulos olfatorios de *T. spegazzinianus* es similar a la del interatérido *Miocochilius anomopodus* (Stirton, 1953); sin embargo, en los otros mesoterinos y en el traquiterino *T. alloxus*, esta disposición es similar a la del interatérido *Protypotherium* sp. (Simpson, 1933b; Dechaseaux, 1962; Dozo y Martínez, 2015). El área de los pedúnculos olfatorios se estima según: altura de los lóbulos olfatorios [OPH] multiplicado por la anchura de los mismos [OPW]. Esta medida informa sobre el número de fibras olfatorias que recorren el pedúnculo olfatorio (tabla 2. Anexo IV). El área es mayor en *Pl. achirensis* y en *Ps. maendrum* seguido por *Eutypotherium superans*, *Mesotherium cristatum* y finalmente *T. spegazzinianus*. El volumen del lóbulo piriforme, en comparación con el total de la superficie de la cavidad endocraneana, es similar en *T. spegazzinianus* y en las otras especies de mesoterinos con valores que van desde ca. 4 % a ca. 6 % (tabla IX.1 y fig. IX.10). El ejemplar tipo de *Plesiotypotherium achirensis* (MNH.F.ACH 26) muestra los mayores valores de la corteza del lóbulo piriforme conjuntamente con *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 2925) (fig. IX.10). La mayor anchura de la cavidad endocraneana se sitúa en los bordes laterales del neopalio, pero no es tan destacable como en toxodontes (ver Radinsky, 1981).

ii. NEOPALIO

La fisura rinal es considerada como el identificador exterior entre el neocórtex y el paleocórtex (Jerison, 1973; Long *et al.*, 2015). Esta fisura es visible rostralmente en las reconstrucciones endocraneales de los mesoterinos y está probablemente tapada caudalmente por el canal orbitotemporal. Este ha sido considerado como el marcador exterior de la localización de la fisura rinal (Rowe, 1996; Silcox *et al.*, 2011; figs. IX.1 B, IX. 2 B, IX.3 B y IX. 4 B). En el litopterno *Huayqueriana* cf. *H. cristata* (Forasiepi *et al.*, 2016), y en los toxodontes *Rhynchippus equinus* (Dozo y Martínez, 2015) y *Toxodon* sp. (Dechaseaux, 1962), tanto la fisura rinal como el canal orbitotemporal mantienen diferentes trayectorias, lo que cuestiona la validez de considerar el canal orbitotemporal como un marcador de la fisura rinal, al menos en esos taxones.

Macrini (2006) informa de que la fisura rinal no está siempre visible en la cavidad craneana, tal y como es el caso de *T. spegazzinianus*, en el que tampoco se observa el canal orbitotemporal, al menos en el espécimen analizado. En este espécimen, se infiere que la fisura rinal está localizada en el lado lateral de la cavidad craneana y orientada rostrocaudalmente como sucede en mesoterinos. En los notoungulados comparados, la fisura rinal está localizada sobre el lóbulo piriforme y orientada transversalmente. En el notostilopido *Notostylops*, los notohipidos *Eurygenium latirostris* y *Rhynchippus equinus* y en el toxodonte *Toxodon* sp., esta fisura tan solo aparece en la parte rostrolateral de la cavidad craneana, mientras que en el interatérido *Miocochilius anomopodus* se observa en toda la cara lateral.

En *Trachytherus alloxus*, el canal orbitotemporal se localiza en el borde lateral y está orientado transversalmente tal y como se observa en los mesoterinos comparados. Las circunvoluciones cerebrales, también llamadas giros cerebrales, se analizan y comparan entre los distintos taxones. En *T. spegazzinianus*, tan solo se observa un poco marcado surco suprasilviano (fig. IX.1 A). Sin embargo en *T. alloxus* y en los mesoterinos analizados — *Plesiotypotherium achirens*, *Pseudotypotherium maendrum* y *Mesotherium cristatum*—, el neocortex muestra una organización mucho más compleja de los surcos (fig. IX.5). Además del surco suprasilviano *T. alloxus*, se puede observar un surco lateral en la porción caudal de la cavidad craneana y cercano al plano sagital. Los tres especímenes de *Pl. achirens* presentan una ligera variación en el patrón de las circunvoluciones especialmente en la longitud del surco suprasilviano (fig. IX.5). En el espécimen de *Pl. achirens* MNHN Bol V 12664, el surco suprasilviano es alargado y el surco lateral es alargado y rostralmente divergente.

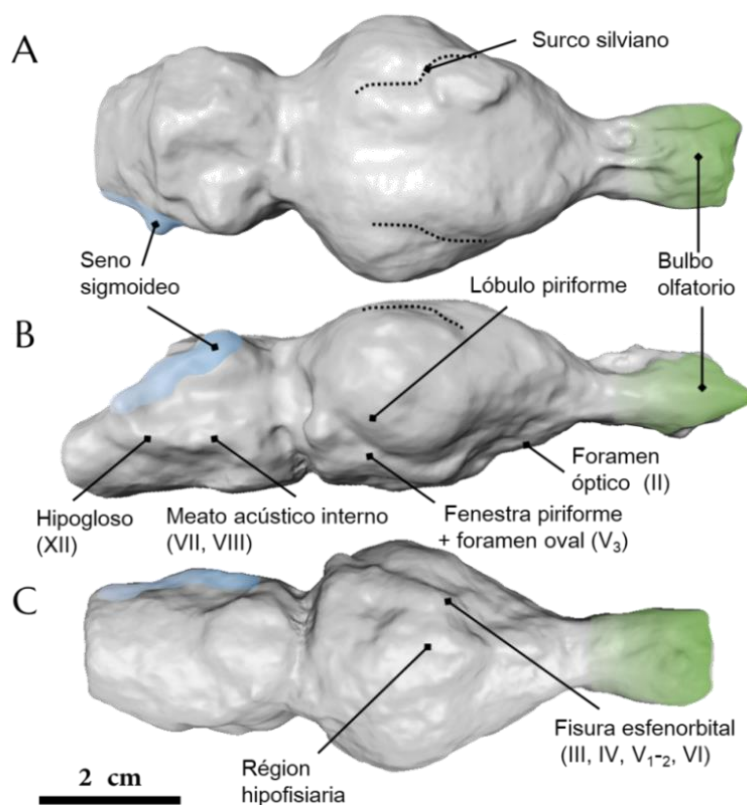


Figura IX. 1. Reconstrucción digital de la cavidad endocraneana del traquiterino *Trachytherus spegazzinianus* (UNPSJB PV-112). **A.** En vista dorsal; **B.** En vista lateral derecha; **C.** En vista ventral.

El espécimen MNHN Bol V 8507 parece que no está bien preservado dorsalmente y tan solo muestra un surco suprasilviano corto. Finalmente, el espécimen tipo de esta especie (MNHN.FACH 26) muestra un surco suprasilviano bien marcado, medialmente un surco lateral corto y rostralmente un surco coronal corto. Los dos especímenes de *Ps. maendrum* también muestran una variación en el patrón de circunvoluciones. El espécimen MNHN PV 2925 tiene unos surcos suprasilvianos y un surco lateral muy largos y que divergen rostralmente del plano sagital. Sin

embargo, el espécimen MNHN PV 1111 muestra un surco suprasilviano largo y un surco transversal corto y divergente rostralmente al anterior; la extensión más rostral del surco lateral está momentáneamente interrumpida.

El holotipo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2) muestra un marcado surco suprasilviano y en la parte caudal del cerebro, un surco corto y rostralmente convergente con el plano sagital. Rostralmente a este surco, aparece un corto surco lateral que está ubicado medialmente al surco suprasilviano (figs. IX.4 y IX.5). *Mesotherium* sp. descrito por Dechaseaux (1962) muestra un patrón de circunvoluciones similar a las de el ejemplar analizado de *M. cristatum*. En todos los notungulados, se puede observar un surco suprasilviano rostralmente divergente salvo en el toxodonte *Rhyphodon* sp. en el que aparece cóncavo lateralmente.

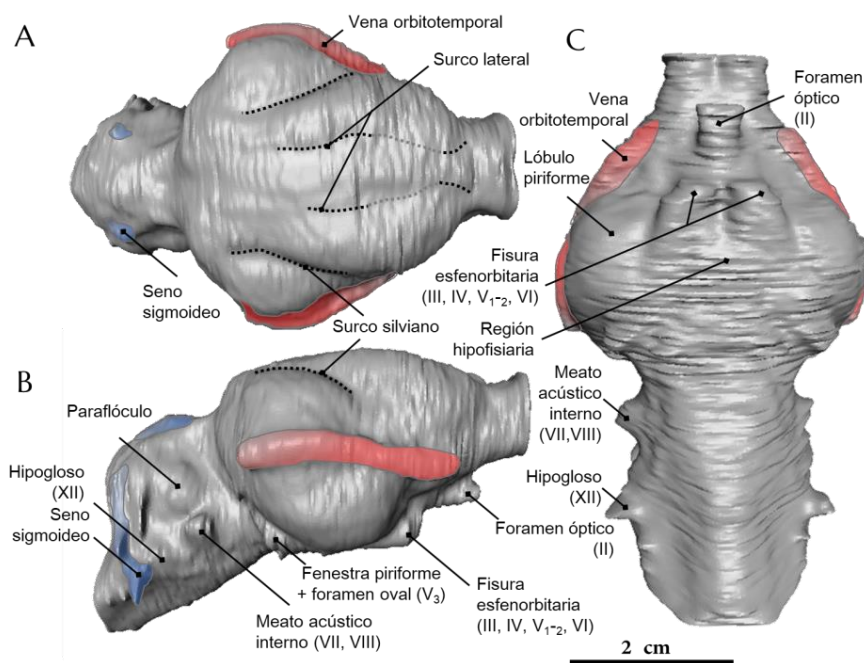


Figura IX. 2. Reconstrucción digital de la cavidad endocraneana del mesoterino *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH 26, holotipo). **A.** En vista dorsal; **B.** En vista lateral derecha; **C.** En vista ventral.

El surco suprasilviano es el único surco presente en el isotemnido *Rhyphodon* sp., el leontinido *Leontinia* sp. y en el traquiterino *T. spagazzinians*. Otros notungulados muestran un patrón de circunvoluciones más complejo con al menos la presencia de un surco lateral localizado en posición medial, por ejemplo *T. alloxus* y en los mesoterinos comparados. Los toxodontes muestran un patrón de circunvoluciones mucho más complejo con surcos adicionales al suprasilviano y el lateral; de hecho, *Homalodotherium cunninghami* muestra un par de surcos cortos y rostralmente divergentes en el borde caudal del cerebro (Patterson, 1937) y el notohipido *Rhynchippus equinus* muestra un surco ectosilviano corto y transversal y en la parte rostral, un surco transversal adicional (Patterson, 1937; Dozo y Martínez, 2015). Dozo y Martínez (2015) indican en

Rhynchippus equinus la existencia de un patrón de surcos similar al de los toxodontes *Adinotherium ovinum* y *Nesodon* sp. (Radinsky, 1981). Los surcos suprasilviano y lateral están presentes en los interaterios *Miocochilius anopomodus* (Radinsky, 1981), *Protypotherium* sp. (Simpson, 1933b; Dechaseaux, 1962) e *Interatherium* sp. (Radinsky, 1981) y en el hegetoterio *Hegetotherium mirabile* (Simpson, 1933b; Radinsky, 1981) y en todos los mesoterios con excepción de *T. spegazzinianus*.

Las medidas lineales indican que los mesoterios (con excepción de *M. cristatum*) y otros tipoterios rodentiformes tales como el interatérido *Interatherium robustum*, tienen los hemisferios rostrales fuertemente ensanchados (FRW) en relación con la anchura total de la cavidad craneana (CRW) de una forma similar a la del toxodonte *Adinotherium ovinum* (ver fig. III.6; tabla 2. Anexo IV).

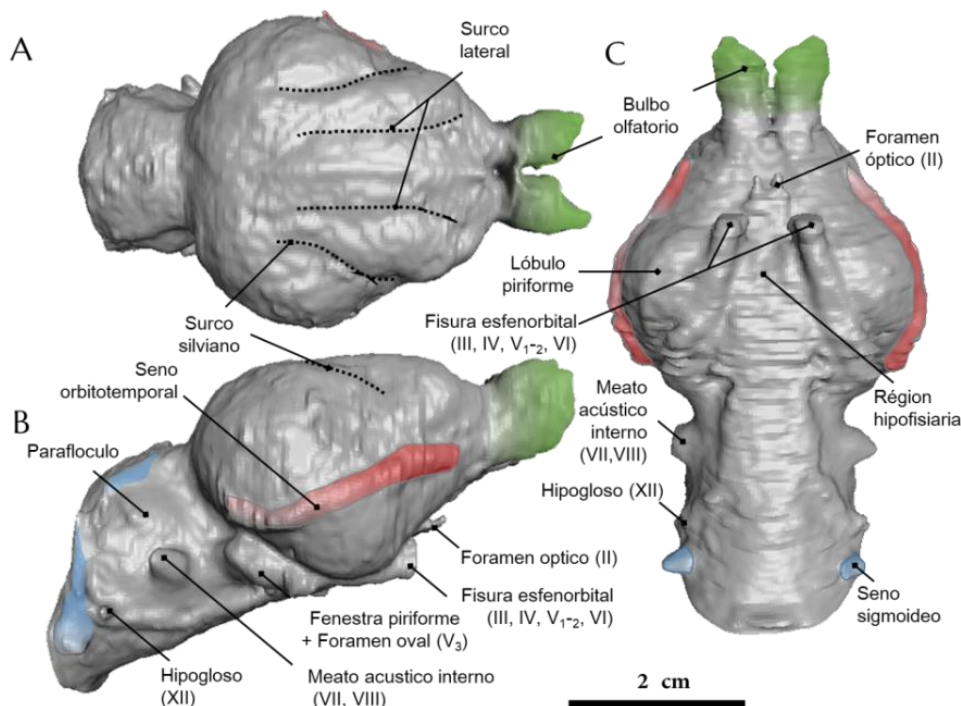


Figura IX. 3. Reconstrucción digital de la cavidad craneana del mesoterio *Pseudotipotherium maendrum* (MACN 2925). **A.** En vista dorsal; **B.** En vista lateral derecha; **C.** En vista ventral.

El toxodóntido *Nesodon* sp. tiene los hemisferios rostrales relativamente más ensanchados. El traquiterio *T. spegazzinianus* tiene los hemisferios rostrales más estrechos que los otros mesoterios y presenta bordes laterales rostralmente convergentes (ver fig. III.6 A), mientras que los litopternos *Tetramerorhinus lucaris* (Simpson, 1933b; Radinsky, 1981; Forasiepi *et al.*, 2016) y *Diaphorus* sp. (Radinsky, 1981) muestran en vista dorsal un cerebro eminentemente rectangular incluyendo los lóbulos temporal y rostral y también profundos y característicos surcos longitudinales. Radinsky (1981) no identifica similitud de la cavidad endocraneana entre notoungulados y ungulados modernos. De acuerdo a Dozo y Martínez (2015), los ungulados actuales (Euungulata) presentan una flexión cefálica poco pronunciada, con un surco presilviano poco desarrollado y un neocórtex expandido en el que se encuentran surcos mayoritariamente longitudinales.

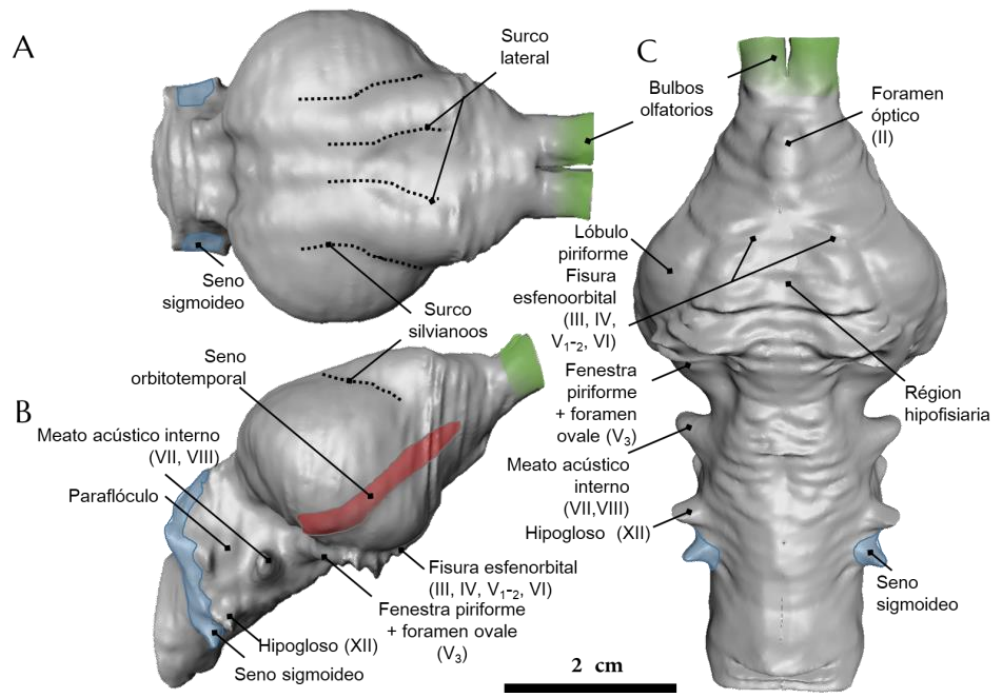


Figura IX. 4. Reconstrucción digital de la cavidad endocraneana del mesoterino *Mesotherium cristatum* (MNHN.FPAM 2, holotipo). **A.** En vista dorsal; **B.** En vista lateral derecha; **C.** En vista ventral.

Se ha observado que los patrones de circunvoluciones en perisodáctilos norteamericanos adquieren una mayor complejidad durante el Eoceno temprano y medio. En el caso de los notoungulados, Radinsky (1981) observa que *Hegetotherium mirabile* y *Protypotherium australe* muestran similitudes de las cavidades endocraneales cerebrales con los roedores caviomorfos (el dasipróctido *Dasyprocta azarae*, el cávido *Dolichotis patagonum* y el chinchílido *Lagostomus maximus*). Dozo (1997) indica además similitudes entre el hegetoterio *Paedotherium insigne* y el cávido *Dolicavia minuscula* en cuanto a la forma general de la caja cefálica, la disposición de los giros y la morfología general. En este sentido, se evidencian similitudes entre los notoungulados tipoterios rodentiformes y los cávidos (*Hydrochoerus* y *Cavia*; Campos y Welker, 1976) en relación con la forma de la caja cefálica y la disposición de los giros suprasilvano y lateral.

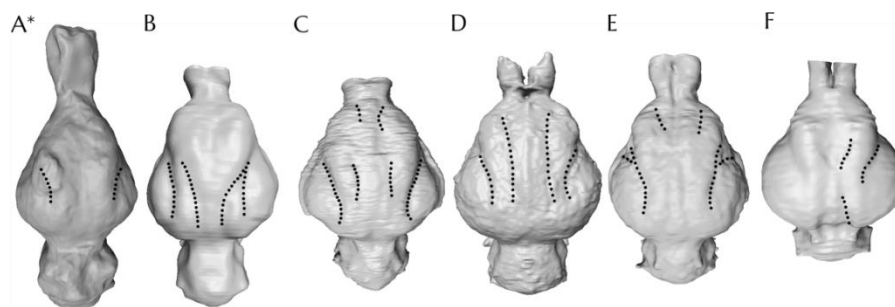


Figura IX. 5. Reconstrucciones digitales de las cavidades endocraneales de la familia Mesotheriidae en vista dorsal mostrando el patrón de circunvoluciones cerebrales observables. **A.** *Trachytherus spegazzinianus* (UNSJPV 112); **B.** *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12664); **C.** *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH 26, holotipo); **D.** *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 2925); **E.** *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 1111); **F.** *Mesotherium cristatum* (MNHN.F. ACH 26, holotipo). * Indica el traqueiterino. Las cavidades endocraneales no están a escala.

iii. CEREBELO

En vista dorsal, la anchura del cerebro (CBW) de *Trachytherus spegazzinianus* y *Pseudotypotherium maendrum* es similar a la máxima anchura telencefalica (FRW; figs. III.6; IX.1 A, IX.3 A; tabla 2. Anexo IV.); este patrón es similar al del toxodonte isotémnico *Rhyphodon* sp. (Simpson, 1933a). La separación entre la vermis y los hemisferios laterales es marcada. Los paraflóculos, que se alojan en la fosa subarcuata del petroso (fig. IX.1 B, IX.2 B, IX.3 B, IX.4 B; Townsend y Croft, 2010; Billet y Muizon, 2013), son redondeados en todos los taxones estudiados. En vista lateral, el tamaño relativo del cerebelo (HBH) comparado con la altura de la cavidad craneana (CRL) es mayor en *T. spegazzinianus* y en *Pl. achirens* que en los demás mesoterios comparados (tabla IX.2).

iv. NERVIOS Y SENOS

En vista ventral (figs. IX.1 C, IX.2 C, IX.3 C, IX. 4 C), la región hipofisaria es visible en el plano medial en los especímenes analizados. En *Plesiotypotherium achirens*, el canal orbitotemporal se orienta rostradorsalmente en MNHN Bol V 12664 y rostradorsalmente en MNHN.F.ACH 26 (fig. IX.2 C), mientras que en el resto de taxones, se orienta rostradorsalmente de forma irregular. La rama de la vena temporal se orienta ventrodorsalmente, dorsalmente a esta vena aparece el seno transversal orientado rostradorsalmente. Desde la parte rostral a la caudal del cerebelo, se identifican en el basicráneo las siguientes estructuras y forámenes (figs. IX.1 C; IX.2 C; IX.3 C; IX.4 C): Rostralmente a los bulbos olfatorios los forámenes de la placa cribiforme a través de la que salen los nervios olfatorios y el foramen óptico delimitando la salida del nervio óptico (II). En el plano medial de la órbita ocular se encuentra la salida rostral de la arteria orbitotemporal, la fisura esfenorbitaria (salida para los nervios III, IV, V₁ y V₂), la fenestra piriforme —que consiste en un foramen ventralmente alargado esta fusionada con el foramen oval (V₃) y el foramen jugular (salida

de los nervios craneales IX, X, XI). Finalmente, en posición caudal, aparece el foramen hipogloso (XII) (fig. IX.6).

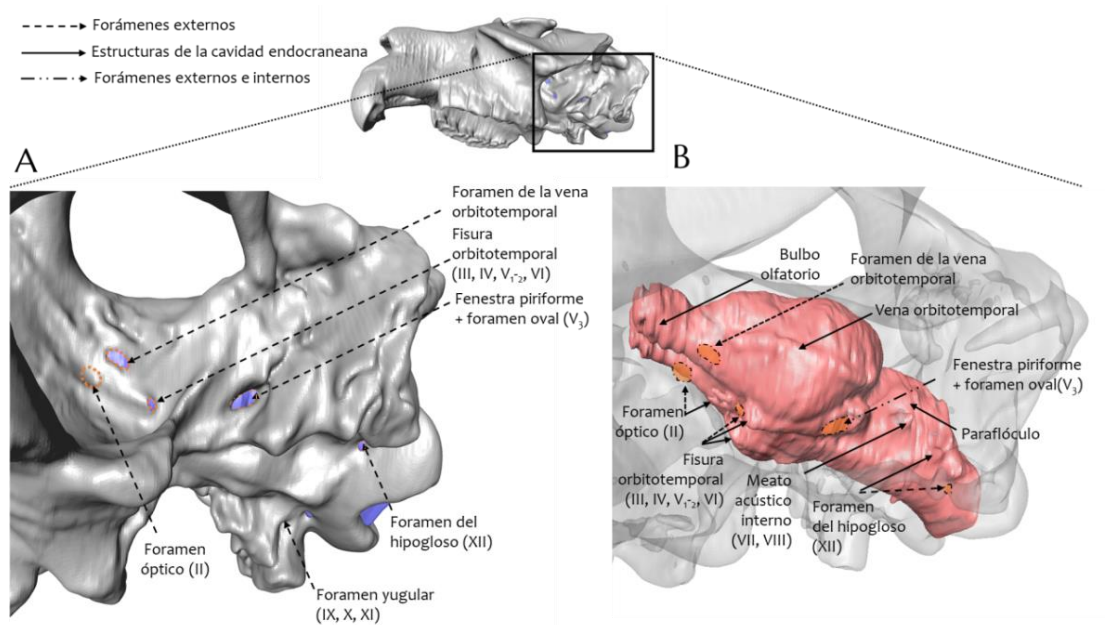


Figura IX. 6. Parte caudal del cráneo en vista ventrolateral de *Pseudotyphotherium maendrum* (MACN PV 2925). **A.** Superficie caudal mostrando los forámenes visibles exteriormente; **B.** Transparencia mostrando la reconstrucción de cavidad cerebral con sus estructuras internas, así como los forámenes internos y externos. No se muestra la escala.

v. FLEXIÓN CEREBRAL

En vista lateral, la disposición cerebrocerebelar es lineal rostrocaudalmente en *Trachythorus spegazzinianus*, mientras que es escalonada en el caso de *T. alloxus* y los mesoterinos analizados. La flexión cerebral se estima de acuerdo a Macrini (2007a). El ángulo de la flexión telencefálica es poco acusado en *T. spegazzinianus* (20,01°) mientras que en mesoterinos es mayor (24,7-32,28°; tabla 2, anexo IV). Se estima que la ligera flexión telencefálica y la disposición lineal cerebrocerebelar de *T. spegazzinianus* son caracteres plesiomórficos dentro de la familia Mesotheriidae. En este sentido y según lo que se observa en otras familias de notoungulados las familias consideradas como basales (Notostylopidae o Isotemnidae), presentan una excusa flexión telencefálica (Simpson, 1933).

b. Estimación de masa corporal, cociente de encefalización y coeficientes neocortical y piriforme

Se ha realizado una revisión bibliográfica de todas las estimaciones de la masa corporal anteriormente usadas para mesoterios (tabla 1; anexo IV). Croft *et al.* (2004) emplean la regresión de la longitud del primer molar superior (M1) y, en comparación con roedores, parecen ser valores subestimados (3,5-64,94 kg). En este mismo trabajo, se realiza comparación con ungulados actuales; los resultados son semejantes a los que se obtienen mediante las medidas craneodentarias usadas en el algoritmo 4.1 de Mendoza *et al.* (2006). Elissamburu (2012), hace una recopilación bibliográfica

de distintos métodos tanto craneodentales como postcraneales y obtiene unos resultados muy extremos para mesoterios (entre 22.42 y 408 kg). El valor más extremo y que corresponde a *Trachytherus* sp. (probablemente *T. spegazzinianus*), está claramente sobrestimado. Las estimaciones de masa corporal en el caso de los cráneos de mesoterios en este estudio, se aplican en cada espécimen independientemente (tabla 4. Anexo IV) y no a nivel específico o genérico. Respecto a los demás notoungulados para los que se calcula el coeficiente de encefalización, se ha procedido a recalcular y modificar las masas corporales anteriormente estimadas (ver tabla 1, anexo IV y tabla 3, anexo IV). Posteriormente, se procede a comparar los resultados obtenidos en varias familias (Hegetotheriidae, Interatheriidae, Notohippidae y Toxodontidae) con la familia Mesotheriidae desde el Oligoceno hasta el Pleistoceno (fig. IX. 7).

i. COEFICIENTE DE ENCEFALIZACIÓN

Se basa en los volúmenes encefálicos (EV) y en las masas corporales (BM) estimadas para los mesoterios. Los resultados son similares en los traquiterinos *Trachytherus spegazzinianus* (EQ1=0,19 y EQ2=0,17) y *T. alloxus* (EQ1=0,20 y EQ2=0,13) (tabla 3. Anexo IV, fig. IX.7) y los mesoterios *Eutypotherium lehmannitschei* (= *Eu. superans* (EQ1=0,23 y EQ2=0,22), y *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 1111, EQ1=0,19 y EQ2=0,17; y MACN PV 2925, EQ1=0,23 y EQ2= 0,21). '*Typotheriopsis*' *internum* muestra valores altos (EQ1=EQ2=0,28), pero no tanto como *Pseudotypotherium achirensense*, que además es el taxón representado por más especímenes (MNHN.F.ACH26, EQ1=0,33 y EQ2=0,32; MNHN Bol V 12664, EQ1=EQ2=0,18; MNHN Bol V 8507, EQ1=0,19 y EQ2=0,18). Sorprendentemente, el holotipo de *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2) muestra los valores menores dentro de los mesoterinos (EQ1=0,13 y EQ2=0,12). El holotipo de *M. cristatum* muestra también los menores valores en la superficie de los lóbulos piriformes (fig. IX.10), lo que supone que los valores de la EQ estarían relacionados con un incremento de la superficie del paleocórtex y no a un aumento del neocórtex.

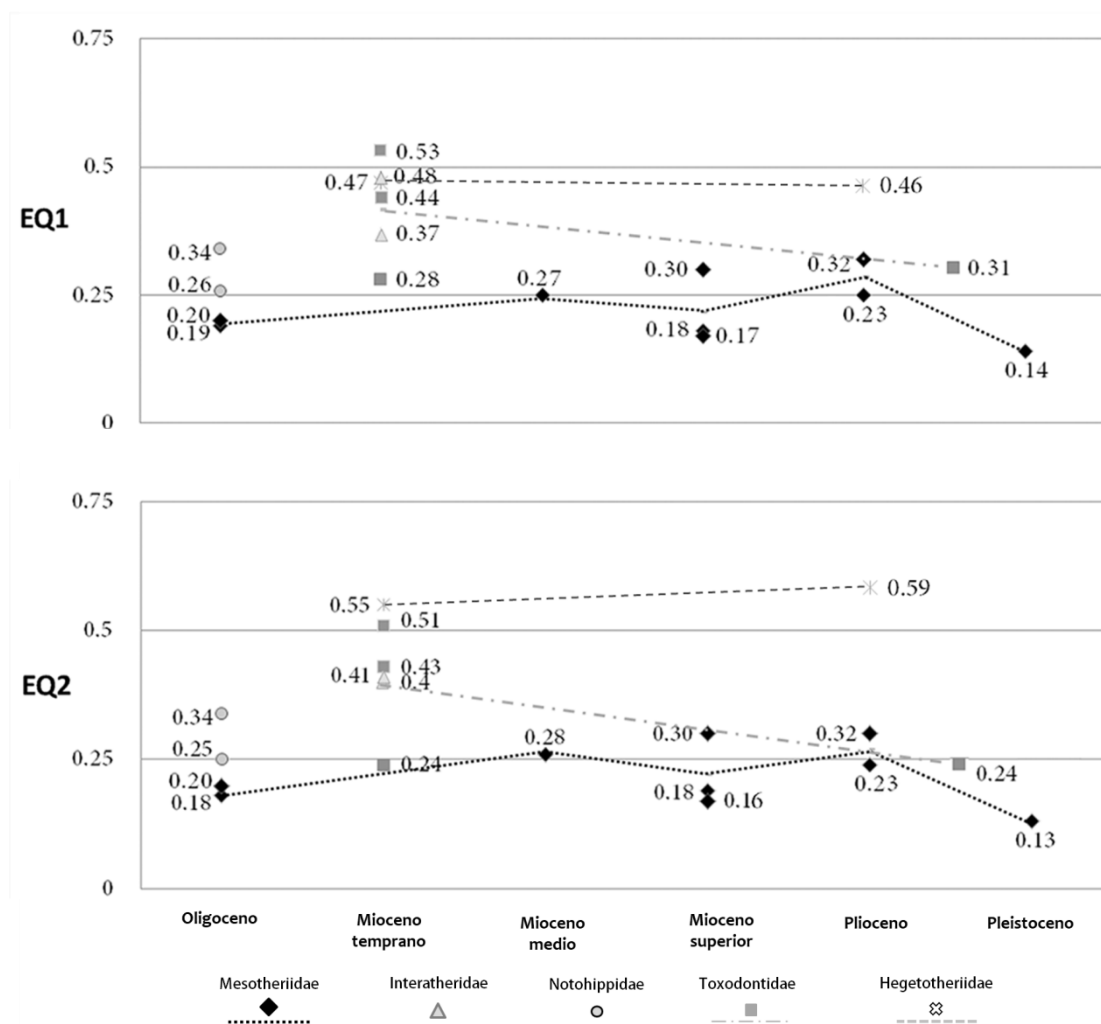


Figura IX. 7. Cocientes de encefalización EQ1 (Jerison, 1973) y EQ2 (Eisenberg, 1981) en distintas familias de notoungulados a través del tiempo (desde el Oligoceno hasta el Pleistoceno). Las masas corporales empleadas para cada taxón (en cada espécimen de mesoterios), son valores promedio de la literatura (ver tabla 3 del anexo IV para mayor información). Las líneas discontinuas indican trayectos de los valores medios por épocas. En el eje de abscisas se indica la escala temporal.

Las estimaciones de los EQ en otros notoungulados se hacen mediante una revisión de las masas corporales estimadas por Elissamburu (2012) y Cassini *et al.* (2012a, 2012b) (tabla 3. Anexo IV). Para los taxones no mesoterios empleados en esta tesis (excepción '*Typotheriopsis' internum*) se emplean las estimaciones del volumen de la cavidad craneana (EV) que fueron indicadas por Radinsky (1981). Para el hegetoterio *Paedotherium insigne*, se toman los datos volumétricos ofrecidos por Dozo (1997) y la estimación de masa corporal indicada por Elissamburu (2004). Además, se recalculan los EQ de los notohípidos *Rhynchippus equinus* (EQ1=0,34 y EQ2=0,33) y *Eurygenium latirostris* (EQ1=EQ2=0,26), con resultados similares pero no idénticos.

Los coeficientes de encefalización de los notoungulados han sido estimados de varias formas, por un lado considerando los valores de masa corporal que se encuentran en la

literatura (ver tabla 1. Anexo IV), y estimando el valor promedio de estos valores, excluyendo los valores que se alejan mucho de la media (fig. IX.7). Otro método es usar los valores para los mesoterios exclusivamente mediante el uso de el algoritmo 4.1 de Mendoza *et al.* (2006), mientras que para los demás notoungulados las estimaciones son las mismas que en la primera estimación (tabla 3. Anexo IV; fig. 1, anexo IV). Finalmente, se estiman los valores de la masa corporal y posteriormente la de los EQ sin descartar ningún valor de la masa corporal (tabla 3. Anexo IV, fig.2, anexo IV).

Con el fin de conocer el coeficiente de encefalización de otros taxones simpátricos a los notoungulados, como los miembros del orden Litopterna, se estimaron dichos índices en el litopterno *Huayqueriana* cf. *H. cristata* (Forasiepi *et al.*, 2016) del Mioceno tardío de Argentina. Los resultados obtenidos son EQ1=0,46 y EQ2=0,41 (la masa corporal se estima según Mendoza *et al.*, 2016 y Cassini *et al.*, 2012a).

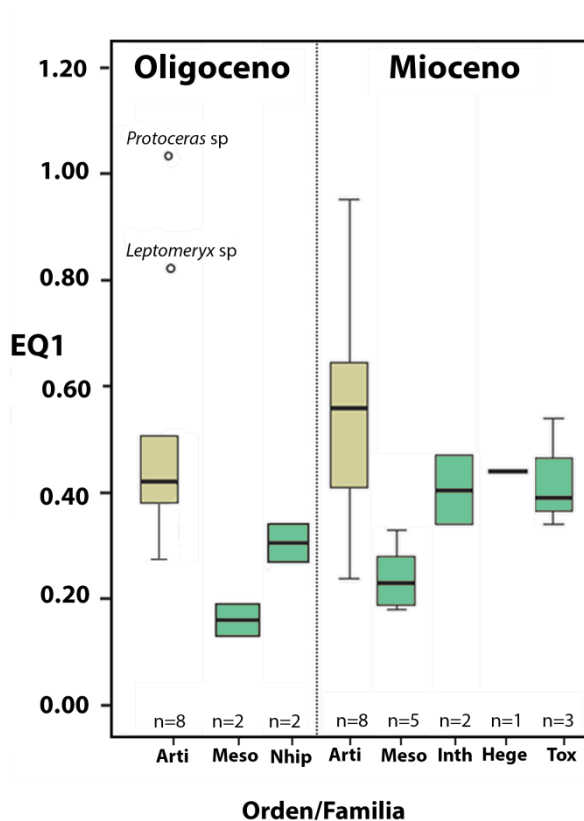


Figura IX. 8. Diagrama de cajas (*Box-plot*) de los EQ1 (Jerison, 1973) en artiodáctilos y notoungulados del Oligoceno y Mioceno. Los datos se incluyen en la tabla 5 del anexo IV para los notoungulados, y los datos de los artiodáctilos en Orliac y Gilissen (2012). Abreviaturas: Arti, artiodáctilos; Hege, Hegetotheriidae; Inth, Interatheriidae; Mesot, Mesotheriidae; Nhup, Notohippidae; Tox, Toxodontidae, n=, indica el número de especímenes empleados de cada familia.

Los valores de los cocientes de encefalización en los notoungulados (fig. IX.7; tabla 3, anexo IV) han sido comparados con los de los ungulados holárticos (Orliac y Gilissen, 2012), con los datos que hay disponibles para el Oligoceno y el Mioceno (fig. IX. 8). Esta comparación tiene como fin ver si ecosistemas con distintas presiones depredadoras (mayor en ambientes holárticos, que en el continente sudamericano), pueden afectar al EQ en las presas (notoungulados y

ungulados). Jerison (1973) propuso que la presión depredadora puede actuar como posible modificador en la encefalización cerebral.

Las diferencias entre ambos han demostrado ser estadísticamente significativas, bajo un nivel de significación del 95 % (tabla 5, anexo IV).

Los valores de EQ y de NR de *Trachytherus spegazzinianus* son sorprendentemente altos respecto a su posición basal dentro de los mesoterios. El taxón del Mioceno superior *Plesiotypotherium achirens* (NR=20,95 % y 25,90 %) muestra valores menores a las de *Pseudotypotherium maendrum* del Plioceno (NR %=32,69 y 30,06 %), y los de este exceden los valores estimados para los otros miembros de la familia Mesotheriidae (NR=30,79 %-20.95 %; fig. IX. 9; tabla IX.1).

ii. COEFICIENTE NEOCORTICAL

Trachytherus spegazzinianus muestra un alto valor *ca.* 30,79 %, mientras que en mesoterinos, este valor se sitúa entre 20 % y 33 % (tabla IX.1; fig. IX. 9).

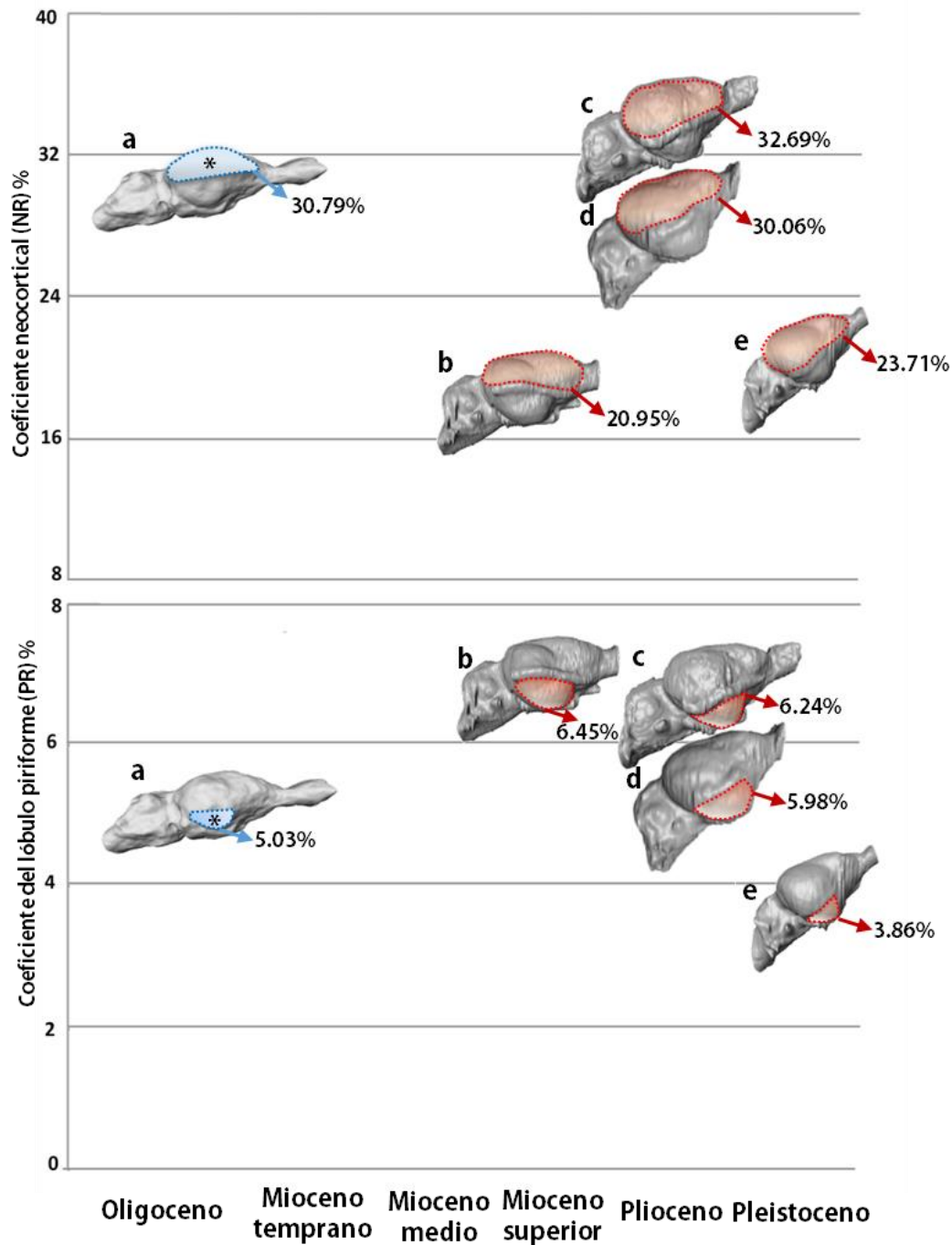


Figura IX. 9. Estimaciones en porcentajes de los coeficientes de encefalización (parte superior) y del coeficiente piriforme (parte inferior) a través del tiempo para los mesoterinos incluidos en esta tesis. Traquiterinos (Oligoceno, azul y marcado con *) y mesoterinos (Mioceno temprano-Pleistoceno, en rojo). **a.** *Trachytherus spegazzinianus* (UNSJPV 112), **b.** *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.FACH 26, holotipo); **c.** *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 2925), **d.** *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 1111); **e.** *Mesotherium cristatum* (MNHN.FPAM 2, holotipo).

CAPÍTULO IX. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS

Especies	Número	Volumen de la cavidad endocraneana (cm³)	Masa corporal (kg)	EQ1 (Jerison 1973)	EQ2 (Eisenberg 1981)	Superficie total de cavidad craneal (mm²)	Superficie total de la cavidad craneana (sin bulbo olfatorio) (mm²)	Volumen total de los bulbos olfatorios (cm³) [porcentaje]	Superficie del neocortex	Coefficiente neo cortical (sin bulbos olfatorios)	Superficie del lóbulo piriforme (mm²)	Coefficiente del lóbulo piriforme (sin bulbos olfatorios)
<i>Trachytherus spegazzinianus</i>	UNSJPV 112	60,41	136,46	0,19	0,17	10441	9288	2,96 [4,89 %]	2860	30,79 %	467,38	5,03%
<i>Trachytherus alloscus</i>	MNHN Bol V 6355 (Holotipo)	30,89	45,28	0,20	0,13	6062						
<i>Eutypotherium superans</i>	MACN A 11079 (Holotipo)	47,36	71,90	0,23	0,22		8944				424,68	4,75%
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	MNHN Bol V 12664	30,46	70,66	0,18	0,18				1948,4		463,48	
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	MNHN Bol V 8507	38,72	69,88	0,19	0,18		8703		2254,8	25,90 %	409,26	4,70%
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	MNHN.F.AC H 26 (Holotipo)	72,42	76,18	0,33	0,32		11136		2334	20,95 %	719,38	6,45 %
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	MACN PV 1111	65,34	154,06	0,19	0,17		9777		2939,8	30,06 %	585,26	5,98 %
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	MACN PV 2925	93,83	194,82	0,32	0,32	13608	12641	2,81 [2,99 %]	4133,4	32,69 %	788,86	6,24 %
<i>Mesotherium cristatum</i>	MNHN.F.PA M 2 (Holotipo)	54,23	196,28	0,13	0,12		9319		2210	23,71 %	360,12	3,86 %

Tabla IX. 1. Datos del tamaño cerebral, cociente neocortical (NR) y superficie del neocórtex de los mesoterios comparados. En cursiva aparecen las medidas y datos aproximados de volúmenes y superficies.

iii. COEFICIENTE DEL LÓBULO PIRIFORME

Pseudotypotherium maendrum muestra los valores más altos (PR=6,24 % y 5,98 %) seguidos por *Plesiotypotherium achirens* (PR=6,45 % y 4,7 %), luego *Trachytherus spegazzinii* (PR=5,03 %), *Eutypotherium superans* (PR=4,75 %) y finalmente *Mesotherium cristatum* (PR=3,86 %) (fig. IX. 9, tabla IX.1).

B. DISCUSIÓN

a. Evolución del tamaño endocraneal en mesoterios

El incremento constante de encefalización en el tiempo dentro de un linaje está considerado como un patrón general en términos macroevolutivos en amniotas (Jerison, 1973). Se han identificado distintos modificadores del grado de encefalización, tales como la sociabilidad (Shultz y Dunbar, 2010) o distinto tipo de locomoción (Pilleri *et al.*, 1984). En este sentido, Jerison (1973) sugiere que la presión depredadora diferencial es un posible modificador en el proceso de encefalización. Croft (2006) indica que la presencia de los depredadores en las faunas sudamericanas es mucho menor de la esperada en tiempos pre-GABI, mientras que en Norteamérica y en ambientes holarcticos en general hay una mayor densidad de depredadores. Hay amplias diferencias en la diversidad y disparidad de los taxones carnivoramorfo y sparasodontos entre Norteamérica y Sudamérica durante el Eoceno, Oligoceno y Mioceno (Croft *et al.*, 2018). En este sentido los resultados informan que en ambientes con un alto grado de predación como son las regiones holárticas las presas mayoritarias (ungulados holárticos) tienen un mayor EQ, y que además el EQ aumenta con el paso del tiempo. En este caso la presión depredadora funcionaría de forma positiva. Por otro lado, en ambientes con baja presión depredadora (continente sudamericano) las presas mayoritarias (notoungulados) poseen un menor EQ que además no aumenta en el tiempo; por lo tanto, la presión depredadora actuaría en este caso de forma neutra.

Los resultados muestran poca variación temporal para los valores de EQ en las familias Mesotheriidae, Toxodontidae y Hegetotheriidae —teniendo en cuenta los escasos ejemplares analizados en las dos últimas familias—. Los resultados de la familia Mesotheriidae, la mejor representada a lo largo del tiempo y en cantidad de especímenes, muestran poco grado de variación que podría estar relacionado con la anatomía del esqueleto poscraneal extremadamente conservativa (Shockey *et al.*, 2007a; Shockey y Anaya, 2008; Fernández-Monescillo *et al.*, 2017). En el caso de los mesoterios, se relacionaría con sus facultades para excavar (Shockey *et al.*, 2007; Fernández-Monescillo *et al.*, 2017). Pilleri *et al.* (1984) proponen que distintos modos de locomoción modifican la EQ. Bertrand y Silcox (2016) y Bertrand *et al.* (2016) soportan esta hipótesis para el orden Rodentia, un grupo muy heterogéneo desde puntos de vista locomotor, taxonómico y ecológico.

Esto mismo puede ser inferido en notoungulados, que son el grupo más diversificado taxonómicamente en Sudamérica durante el Cenozoico, y que presentan grandes variaciones de masa corporal y de morfología poscraneana (Shockey *et al.*, 2012); principalmente en relación con la disponibilidad de nichos ecológicos ante un evento de aislamiento geográfico (Pascual *et al.*, 1966; Alberdi *et al.*, 1995; Bond *et al.*, 1995). Los estudios sobre EQ de Pilleri *et al.* (1984) realizados en el orden Rodentia, indican diferencias en los valores de los EQ respecto al tipo de locomoción de los mismos; más concretamente los roedores con un uso de sustrato mayoritariamente excavador o semiexcavador muestran menores valores de EQ. Los últimos trabajos en cuanto al uso del sustrato en el que preferentemente se desenvuelven los mesoterios, indican que se relaciona preferentemente con actividades en el ambiente terrestre, o semiterrestre (Shockey *et al.*, 2007; Fernández-Monescillo *et al.*, 2017). Además, la especie *Me. cristatum* presenta unas variaciones osteológicas, y miológicas que pueden traducirse en una mejor actividad excavadora (Fernández-Monescillo *et al.*, 2017). Los bajos valores de EQ en los mesoterios, en comparación con otras familias de notoungulados, pueden relacionarse con las preferenciales capacidades excavadoras de los taxones que la constituyen. Asimismo, la comparación de EQ desde el Oligoceno hasta el Pleistoceno, se identifica como una estasis; con una sorprendente disminución en el caso del taxón pleistoceno *Mesotherium cristatum* que puede estar relacionado con sus mejoras adaptativas osteológicas excavadoras, pero debe ser testado en un futuro ya que este dato tan solo se basa en un individuo.

Se han identificado similitudes entre las cavidades endocraneales de los tipoterios rodentiformes (mesoterios y hegetotéridos) con las de los roedores sudamericanos (Chinchilloidea y Caviioidea). Estos grupos además comparten entre sí otras convergencias evolutivas como por ejemplo dientes de crecimiento continuo y diprotodontia. Estas convergencias fueron identificadas como una respuesta común a las condiciones ecológicas existentes en la parte austral de Sudamérica desde el Eoceno (incremento de aridez, enfriamiento y vulcanismo; Kohn *et al.*, 2015; Gomes Rodrigues *et al.*, 2017a).

b. Olfacción

El desarrollo del córtex del lóbulo piriforme está relacionado con el olfato. La superficie del lóbulo piriforme está relacionada negativamente con la localización dorsal de la fisura rinal. El ejemplar MNHN.F.ACH 26 de *Plesiotypotherium achirensense* muestra los mayores valores del coeficiente piriforme de la familia Mesotheriidae (ca. 6,45 %), seguido por *Pseudotypotherium maendrum* (6,24 % y 5,98 %). El coeficiente piriforme en mesoterios (fig.IX.10), parece incrementarse en los representantes de esta familia desde el Oligoceno hasta el final del Mioceno. Los taxones *Pl. achirensense* y *Ps. maendrum* muestran la mejor olfacción entre los mesoterios, tal y como indica el área de los pedúnculos olfatorios (OPW*OPH; tabla 2, anexo IV). Sin embargo, el taxón ensenadense *Mesotherium cristatum* sería el Mesotheriidae con la olfacción menos desarrollada. La configuración

craneana de este taxón (incremento del paleocórtex y decrecimiento del córtex piriforme) se relacionaría con sus mejoras osteológicas y por sus capacidades excavadoras (Fernández-Monescillo *et al.*, 2017). Sin embargo, hay que ser cauto con estas observaciones ya que se basan tan solo en un ejemplar, por lo tanto, debería ser comprobado en estudios posteriores más amplios. Las diferencias encontradas entre las cavidades endocraneales en el traquiterino *Trachytherus spegazzinianus* y en representantes de la subfamilia Mesotheriinae, indicarían una ecología diferente, pero se desconoce a qué diferencias ecológicas precisas pueden responder.

c. Impacto del tamaño de muestra en las estimaciones de la encefalización

Los valores de EQ en los taxones analizados y representados por más de un espécimen, como en *Plesiotypotherium achirense* de Achiri y *Pseudotypotherium maendrum* de Monte Hermoso, muestran una alta variabilidad. Estas diferencias pueden ser reflejo de la variabilidad intraespecíficas de los taxones, como por ejemplo la variación ontogenética evidenciada en el subadulto MNHN Bol V 12664 de *Pl. achirense*. Danilo *et al.* (2015) indican un alto grado de variación de EQ en la subespecie del perisodáctilo actual *Equus caballus prjenvalskii*. Las estimaciones de EQ se basan en una estimación previa de la masa corporal del taxón o a nivel de individuo analizado (cráneo). En esta tesis se ha procedido con una exhaustiva revisión bibliográfica, a las estimaciones de masa corporal en los mesoterios mediante el uso de distintos métodos (tabla 3, anexo IV). Los resultados obtenidos se traducen en que las mayores variaciones de EQ para un taxón son debidas a un amplio tamaño de muestra (fig. IX.7; tabla 3. anexo IV), y no tanto al distinto método de estimación de masa corporal empleado. Por lo tanto, hay que tener en cuenta la alta variación intraespecífica del EQ en un taxón y tomar con cautela las estimaciones de EQ basadas tan solo en un espécimen.

C. CONCLUSIONES

a. En algunos notoungulados, el canal orbitotemporal no corresponde siempre al marcador externo de la fisura rinal y por lo tanto, no siempre marca el límite entre neocórtex y paleocórtex como se evidencia en los toxodontes *Toxodon* sp. y *Rhynchippus equinus*, y en otros grupos como el litopterno *Huayqueriana* cf. *H. cristata*, en los que se identifican distintas trayectorias entre el canal orbitotemporal y la fisura rinal.

b. Existen diferencias en la orientación del canal orbitotemporal entre las especies de mesoterios. En *Eutypotherium lehmannitschei* (= *Eu. superans*) y *Plesiotypotherium achirense*, se orienta en el plano transversal mientras que en *Ps. maendrum* y en *M. cristatum*, se orienta dorsalmente.

c. Existen también similitudes morfológicas entre las cavidades endocraneanas entre roedores sudamericanos actuales y tipoterios rodentiformes (mesoterios y hegetotéridos), que son interpretadas como una respuesta específica a las mismas condiciones ambientales que tuvieron lugar en Sudamérica desde el Eoceno (incremento de aridez, enfriamiento y vulcanismo; Kohn *et al.*, 2015; Gomes Rodrigues *et al.*, 2017).

d. Además de los estudios morfológicos comparativos endocraneales, indicados anteriormente, se realizaron estudios endocraneales comparativos cuantitativos (coeficientes de encefalización, o estimaciones de superficies endocraneanas, o medidas lineales) en distintos taxones del Orden Notoungulata, en los que se incluyen los mesoterios, cuyas conclusiones son:

i. Distintos tipos de locomoción o distintos modos de vida pueden afectar al valor de EQ en notoungulados; de hecho, los mesoterios, que presentan unas adaptaciones preferentes para un uso de sustrato predominantemente ligado al sustrato terrestre o semiterrestre presentan los valores más bajos de EQ.

ii. La relativa estabilidad temporal desde el Oligoceno hasta el Plioceno en los valores de la EQ de los mesoterios, que se puede identificar como una estasis, coincide con un uso del sustrato predominante en el medio terrestre o semiterrestre, lo cual se evidencia en la morfología poscraneal altamente conservativa.

iii. Las diferencias de las presiones depredadoras actúan como modificadores en el caso de los notoungulados. De hecho, en comparación con los ungulados holárticos los notoungulados se ven expuestos a una presión depredadora más baja (Croft, 2006), identificándose diferencias significativas entre ambos grupos durante el Oligoceno y el Mioceno (tabla 4, anexo IV). Además, en los notoungulados estudiados, no se observa un aumento de la complejidad neocortical en los taxones desde el Oligoceno hasta el Mioceno, contrariamente a lo que ha sido observado en los artiodáctilos holárticos durante el Oligoceno (Orliac y Gilissen, 2012).

iv. En relación con el tamaño de los bulbos olfatorios, se infiere una mejor olfacción en el traquiterino *T. spegazzinianus* que en el mesoterino *Pseudotypotherium maendrum*; aunque de acuerdo con el tamaño de los lóbulos piriformes y la superficie de los pedúnculos olfatorios, se infiere una mejor olfacción para los mesoterios *Pl. achirensense* del Mioceno tardío y *Ps. maendrum* del Plioceno.

v. La distintiva morfología general de la cavidad endocraneal de *T. spegazzinianus*, como por ejemplo en la achura rostral del neocórtex, indicaría un distinto modo de vida de este taxón traquiterino, en comparación al menos con los taxones de la subfamilia Mesotheriinae analizados. En este sentido se podría pensar en que existen distintas formas de vida para ambas subfamilias, lo cual también se evidencia en las distintivas características craneales entre ambas

subfamilias (dentición completa y por lo tanto ausencia de grandes diastemas, placa cigomática pequeña).

CAPÍTULO X

Análisis filogenético del orden Notoungulata con especial interés en la familia Mesotheriidae

La finalidad principal de este capítulo es conocer la posición filogenética de cada uno de los taxones considerados como especies válidas en la familia Mesotheriidae. Así como conocer en detalle las autapomorfías inequívocas que presentan estos taxones y las sinapomorfías que determinan cada uno de los nodos y ver cuanto están sustentadas.

Se considera que la filogenia tan exhaustiva como la de esta tesis es una herramienta muy potente que permite identificar relaciones filogenéticas cercanas entre algunos taxones y que estas puedan ser consideradas como sinónimas. En este sentido el análisis filogenético complementaría a estudio filogenético.

La lista de material de los fósiles de los grupos externos a la familia Mesotheriidae empleada para hacer la filogenia está recogida en la tabla 1 del anexo V y la lista de material de los distintos taxones de la familia Mesotheriidae se indica en la tabla 1 del anexo I. Además, se indican, según la información analizada en la bibliografía, las fechas de origen (FAD) y de extinción (LAD) de los distintos taxones (tabla 2, anexo V). El estudio filogenético realizado se basa en caracteres morfológicos del esqueleto craneal, mandibular, dentario y del esqueleto apendicular de distintos miembros del orden Notoungulata (tabla 3, anexo V). La matriz de datos completa se muestra en la tabla 4 del anexo V.

A. TAXONES

En el análisis filogenético del orden Notoungulata se emplean un total de diez taxones en base a la filogenia más completa del orden (a nivel genérico) realizada por Billet (2011). La elección de los grupos externos a la familia Mesotheriidae ha sido realizada a nivel específico, procurando que se cumplan las recomendaciones sobre el grupo de conexión (*groupe de branchement*; Antoine, 2002, Orlia *et al.*, 2010): (i) emplear los taxones tipo de cada familia; (ii) emplear los taxones más basales de la familia; (iii) emplear los taxones que se encuentren mejor representados en el registro fósil.

TAXONES	FAMILIA
<i>Notostylops murinus</i>	Notostylopidae
<i>Thomashuxleya externa</i>	Isotemnidae
<i>Homalodotherium segoviae</i>	Homalodotheriidae
<i>Scarrittia canquelensis</i>	Leontiniidae
<i>Adinotherium ovinum</i>	Toxodontidae
<i>Colbertia magellanica</i>	Oldfielthomasiidae
<i>Federicoanaya sallaensis</i>	Interatheriidae
<i>Eurygenium pacegnum</i>	Notohippidae
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	Hegetotheriidae
<i>Archaeohyrax sumiensis</i>	Archaeohyracidae

Tabla X.1. Lista completa de los taxones externos a la familia Mesotheriidae empleados en los análisis filogenéticos.

En total se usan diez taxones que actúan como grupo externo y grupo de conexión a la familia Mesotheriidae (tabla X.1). De la subfamilia Trachytheriinae se incorporan tres taxones, y diecisiete de

la subfamilia Mesotheriinae. De estos diecisiete taxones, hay varios ejemplares (MNHN Bol V 11753= GB 100; ver Cerdeño *et al.*, 2012) que aún no tienen una descripción taxonómica específica y que posiblemente deberían corresponder a un nuevo género y nueva especie, después de reconocer su posición filogenética.

La lista completa de las especies que se consideran como válidas en la familia Mesotheriidae, tras proponer una serie de sinonimias en base a sus características morfológicas están recogidas en la tabla V.2. No se incluye el taxón *Trachytherus subandinus* Villarroel *et al.*, 1994 por estar muy mal representado.

B. CARACTERES

En el análisis con TNT (Goloboff *et al.*, 2008) de los 295 caracteres totales incluidos en la filogenia, 284 son aditivos excepto los caracteres 77, 88, 95, 106, 125, 137, 138, 139, 188, 193 y 196 (tabla 3, anexo V). Además, todos los caracteres tienen un peso de 1.

En el análisis realizado con PAUP (4.0b10 Swofford, 2002), no se usan exactamente los mismos parámetros (caracteres aditivos/no aditivos; pesos), sino que se usaron *Notostylops murinus*, *Thomashuxleya externa* y *Homalodotherium segoviae* como grupos externos y además las opciones ACCTRAN (*accelerated transformation*) y DELTRAN (*decelerated transformation*).

C. ANÁLISIS

Se realizaron cinco tipos distintos de análisis.

En el **análisis A** se empleó un total de 295 caracteres craneales, mandibulares, dentarios y poscraneales (tabla 2, anexo V) tanto en TNT como en PAUP (ACCTRAN y DELTRAN).

En el **análisis B** se procede a reevaluar las relaciones filogenéticas de algunos taxones, en base a los resultados del primer análisis. Se propone la sinonimia de las especies *A. paucidens*, *A. chucalense* y *Eo. chico*, cuya sinonimia aparece en el análisis con el nombre del taxón Terminal 1. Además las especies conocidas exclusivamente en base a restos mandibulares p.ej., *Ps. insigne* y *Pl. minus*, se excluyen del análisis. Análisis efectuado con TNT y con PAUP (ACCTRAN y DELTRAN).

El **análisis C** fue efectuado con TNT y con PAUP (ACCTRAN). En este análisis se empleó la misma matriz que en el análisis B (sinonimias y eliminación de taxones) y se analiza y discute exclusivamente las topologías de los distintos árboles de consenso (por lo que no se indican la numeración de los nodos) para los siguientes análisis parciales:

C1: análisis de caracteres craneales, mandibulares y dentarios, excluyendo los caracteres poscraneales (caracteres 232-295), por lo tanto se analizan un total de 231 caracteres.

C2: análisis exclusivo de caracteres cráneo-mandibulares (se excluyen los caracteres 73-168, 188-231, 169-295), por lo tanto se analizan un total de 90 caracteres.

C3: análisis exclusivo de caracteres dentarios superior e inferior (se excluyen los caracteres 1-73, 169-186, 232-295), por lo tanto, se analizan un total de 140 caracteres.

Las autapomorfias y sinapomorfias indicadas para cada uno de los análisis se realiza sobre los árboles de consenso resultantes para dos análisis principales: A, B y que aparecen en las figuras X. 1. y X. 3; además, la lista de sinapomorfias y autapomorfias se muestran en la Tabla 5. Anexo V y Tabla 7. Anexo V. respectivamente. En los análisis C1, C2 y C3, tan solo se analizan las topologías resultantes.

D. RESULTADOS

a. *Análisis A*

Los resultados que se muestran a continuación provienen un análisis realizado con TNT (*Traditional search*, 100 *replications* y *TBR swapping algorithm*). El resultado del análisis completo considerando todos los caracteres (craneal, mandibular, dentario y poscraneal; anexo V) muestra tres árboles de un total de 899 pasos (fig. X.1). El árbol de consenso tiene un índice de consistencia (CI=*consistency index*) de 0,446, un índice de retención (IR=*retention index*) de 0,603, y un total de 907 pasos. A la hora de nombrar las sinapomorfias (así como sus estados), han sido ordenadas de manera decreciente según sus índices de retención, que informan sobre la homoplasia de cada carácter (ver tabla 5, anexo V). El resultado con PAUP muestra cinco árboles distintos, cada uno de 1006 pasos, con CI= 0,5039 e IR= 0,5924, los mismos de los que informa el árbol consenso.

Las sinapomorfias que se informan de cada taxón nombradas a partir de este momento son exclusivamente las sinapomorfias no ambiguas comunes para el árbol de consenso. Los resultados del análisis filogenético del orden Notoungulata no identifican la monofilias, propuesta históricamente de los subordenes Toxodontia y Typotheria (ver Billet, 2011). Los resultados obtenidos para los taxones histórica y formalmente considerados como miembros del **suborden Toxodontia**, son los siguientes: *Notostylops murinus* sería la especie más basal y es la que se usa como grupo externo (*outgroup*). El nodo 2 separa el grupo monofilético más basal y está bien sustentado con índice de Bremer y los soportes de Jackknife y Bootstrap de 10, 100 y 100 respectivamente. No se indican sinapomorfias para el nodo 2. A partir de este nodo se sugiere la monofilia de *Colbertia magellanica*, *Homalodotherium segoviae* y *Thomashuxleya externa*. ***Colbertia magellanica*** es el taxón más basal de este clado y tiene un total de 10 autapomorfias no ambiguas: El pliegue del paracono y metacono en el P2 están presentes ($100^0 \rightarrow 1$; IR= 1); el canino está presente ($93^0 \rightarrow 1$; IR= 0,9); la faceta fibular del calcáneo es pequeña ($291^1 \rightarrow 0$; IR= 0,8); la orientación de la prominencia dorsal del calcáneo es oblicua ($290^1 \rightarrow 0$; IR= 0,7); el parastilo de P2 está ausente ($96^1 \rightarrow 0$;

IR= 0,5); la forma del cíngulo labiobasal del P3 es afilado ($116^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,5); el cíngulo labial distal es ausente en el P3 ($117^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,5); el diastema P1-P2 superior está presente ($72^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0); el surco mesial al paracono está presente en el P2 ($97^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0); y el borde distal de la rama mandibular es convexo distalmente (181^2 ; IR= 0). Como se puede observar las primeras autapomorfías con un IR entre 1 y 0,8, presentan poco o nada de homoplasia, mientras que en las demás, el grado de homoplasia es muy alto. El nodo 3 que sustenta a *Colbertia* tiene bajos soportes con índice de Bremer y los soportes de Jackknife y Bootstrap de 1, 20 y 4 respectivamente (fig. X.1, figs 1 y 2, anexo V). Las sinapomorfias de este nodo son tres: el cíngulo mesiolingual del M1-M3 se encuentra normalmente presente ($167^{3 \rightarrow 0}$; IR= 1); las secuencias de erupción de los molares y de los premolares son simultáneas ($74^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,6); y el ratio MDL/BLW del m1 es siempre menor o igual a 1,6 ($227^{2 \rightarrow 0}$; IR= 0,6).

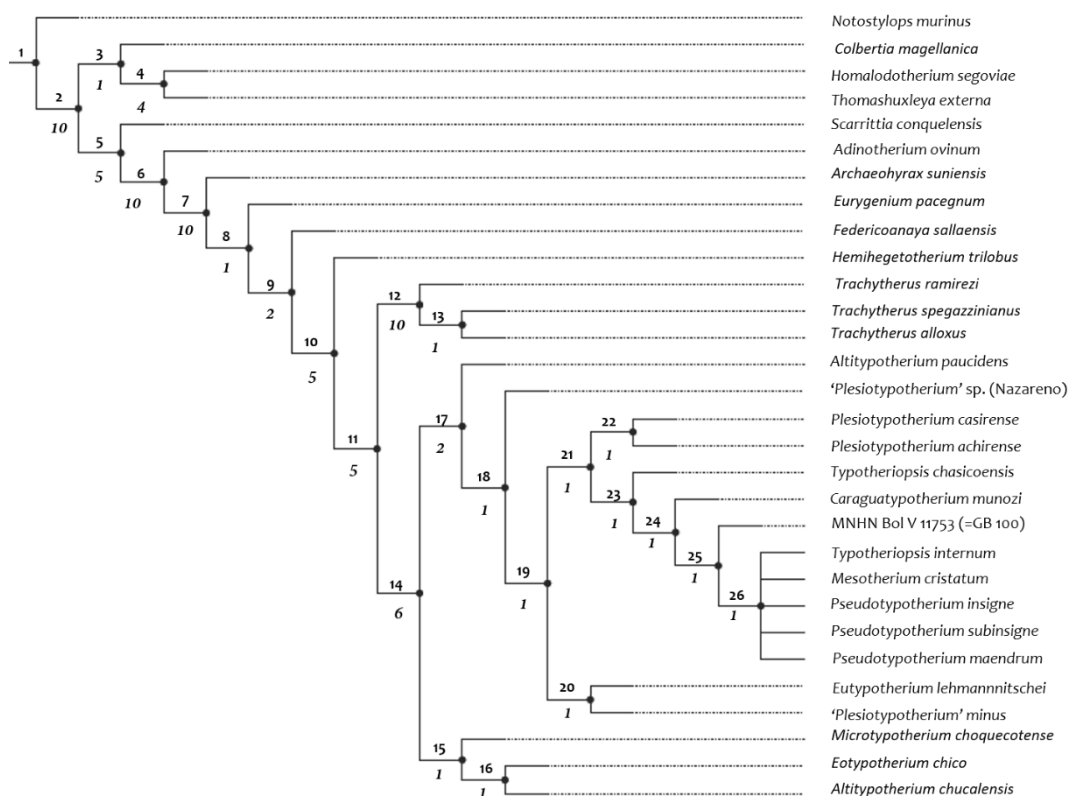


Figura X. 1. Árbol filogenético de consenso estricto del orden Notoungulata mostrando las relaciones filogenéticas de la familia Mesotheriidae en base a tres árboles de 900 pasos, y al análisis de todos los caracteres (caracteres craneales, dentarios y poscraneales). Análisis efectuados con TNT y PAUP (ACCTRAN). CI= 0,442; IR= 0,597. Se muestra el número de nodos y los índices de Bremer para cada nodo (cursiva).

El nodo 4 que sustenta la monofilia entre *H. segoviae* (**Homalodotheriidae**) y *T. externa* (**Isotemnidae**) está soportado por un índice de Bremer y soportes de Jackknife y Bootstrap de 4, 40 y 26 respectivamente. Este nodo esta soportado por 7 sinapomorfías no ambiguas pero homoplásicas: el eje del olecranon se orienta medialmente ($256^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,7); los cíngulos lingual y labial de los M1-M3 están siempre presentes ($168^{2 \rightarrow 1}$; IR= 0,7); el pliegue lingual es ausente en el trigónido de m1-m2 ($208^{1 \rightarrow 0}$; IR= 0,5); presencia de cíngulo labial en los m2-m3

(224^{1→0}; IR= 0,7); la foseta medial está presente durante el desgaste en el M1(154^{0→1}; IR= 0,4); la longitud distal mandibular desde el borde distal del talónido del m3 hasta el borde distal mandibular / la longitud mesiodistal de la serie molar (m1-m3) es mayor o igual a 2.2 (221^{1→0}; IR= 0,4); y el borde agudo rostral de la bula timpánica está presente (43^{1→0}; IR= 0,3). La posición filogenética de ambos taxones y de las familias que representan, es basal dentro del suborden Toxodontia, tal y como indica Billet (2011). Para el taxón *H. segoriae* se identifican un total de 27 autapomorfías: la forma subtriangular del M3 (139^{1→0}; IR= 0,8); el pliegue lingual en el talónido del m3 siempre presente (216^{1→0}; IR= 0,7); el I2 caniniforme está ausente (89^{0→1}; IR= 0,7); ángulo recto entre el borde rostral del arco cigomático y el plano sagital craneal (6^{1→0}; IR= 0,6); orientación caudomedial del borde laterocaudal del paladar (17^{0→1}; IR= 0,6); el pliegue lingual en el talónido del m2 esta normalmente presente (212^{0→1}; IR= 0,6); el cóngulo distolingual está ausente en los P3-P4 (115^{0→1}; IR= 0,5); ausencia del diastema superior entre I1-I1 (65^{0→1}; IR= 0,4); el pliegue lingual está presente a la altura trigónido-talónido en el m1 y m2 (209^{0→1}; IR= 0,4); el foramen infraorbitario se sitúa a la altura del M1 (20^{0→1}; IR= 0,3); el diastema superior I2-I3 está ausente (67^{0→1}; IR= 0,3); la crista2-crochet está presente en el M1-M3 (142^{1→0}; IR= 0,3); el límite distal del borde troclear del húmero se sitúa en el límite distal del húmero (252^{1→0}; IR= 0,3); el borde distal de la sutura rostral del premaxilar se sitúa a la altura de los premolares (12^{0→2}; IR= 0,3); el borde rostral del arco cigomático se sitúa a la altura del M2 (24^{2→0}; IR= 0,3); el pliegue lingual en el talónido está ausente en el m1 (211^{0→1}; IR= 0,2); el diastema superior I3-C está ausente (68^{0→1}; IR= 0); forma ovalada del I2 (88^{0→1}; IR= 0); el I2 caniniforme está ausente (90^{0→4}; IR= 0); el I3 es de forma pseudotriangular (107^{0→2}; IR= 0); el parastilo y surco del parastilo del P3 están normalmente presentes (108^{0→1}; IR= 0); el cóngulo distolingual de los P3-P4 está ausente (118^{0→1}; IR= 0); el protocono acanalado está presente en el P3 (124^{1→0}; IR= 0); el cóngulo labiodistal está presente en el P4 (126^{0→1}; IR= 0); el protocono acanalado del P4 está ausente (129^{1→0}; IR= 0); el cóngulo del paracónido está presente en los m1-m2 (207^{0→1}; IR= 0); y la posición proximodistal del tercer trocánter es mayor a la mitad media del fémur (280^{1→0}; IR= 0). *Thomasbuxleya externa* se identifica con cuatro autapomorfías: el protocono alargado está ausente en el M3 (165^{0→1}; IR= 0,67); la tuberosidad del *teres major* está presente (245^{0→1}; IR= 0,67); la *crista supracondilaris lateralis* está bien desarrollada, ancha y delgada (246^{1→0}; IR= 0); y el foramen supratroclear está presente distalmente al *capitulum* del humero (251^{0→1}; IR= 0).

El nodo 5 tiene el índice de Bremer y soportes de Jackknife y Bootstrap de 5, 48, y 36 respectivamente. Este nodo tiene 8 sinapomorfías no ambiguas y homoplásicas: el borde distal del I1 es angulado (79^{0→1}; IR= 0,7); el ratio MDL / BLW del m2 es siempre mayor o igual a 1,6 (228^{0→3}; IR= 0,6); la forma del P4 es subcuadrangular (125^{0→2}; IR= 0,6); la longitud craneal desde el borde distal condilar hasta el borde rostral del premaxilar/ altura máxima craneal es menor a 2,8 (1^{0→1}; IR= 0,5); el borde mesial del I1 es plano (78^{1→2}; IR= 0,5); la crista 2 - crochet está ausente en

los M1-M3 ($142^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,3); el borde rostral del arco cigomático se sitúa a la altura del M2 ($24^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,3) y el foramen infraorbitario se sitúa a la altura del P4 ($20^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0). De este nodo diverge la especie *Scarritia canquelensis*, que es la representante en el análisis de la familia **Leontiniidae** y que se identifica con 13 autapomorfías: forma de cuña de la faceta fibular del calcáneo ($292^{\circ \rightarrow 2}$; IR= 0,67); presencia de un pliegue lingual en el talónido del m3 ($217^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,6); la angulación en el borde ventrocaudal del arco cigomático está presente y bien marcada ($22^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,5); el cíngulo labial está presente en los m2-m3 ($224^{\circ \rightarrow 1}$; IR=0,5); forma subcuadrangular o subrectangular del P3 ($106^{\circ \rightarrow 2}$; IR= 0,4); el borde lateroventral del arco cigomática presenta una orientación laterodorsal ($27^{\circ \rightarrow 0}$; IR= 0,33); el borde distal de la sutura del premaxilar está a la altura de los premolares ($12^{\circ \rightarrow 2}$; IR= 0,25); el diastema I3-C está ausente ($68^{\circ \rightarrow 1}$; IR=0); forma pseudocuadrangular del I3 ($90^{\circ \rightarrow 4}$; IR= 0); el cíngulo mesiodistal está presente en las P3-P4 ($114^{\circ \rightarrow 0}$; IR= 0); el protocono acanalado está presente en el P3 ($118^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0); el cíngulo lingual está presente en los m2-m3 ($225^{\circ \rightarrow 0}$; IR= 0) y el metacromion está proyectado proximalmente a la cavidad glenoidea ($235^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0).

El nodo 6 tiene el índice de Bremer y soportes de Jackknife y Bootstrap de 10, 66 y 86 respectivamente; de este nodo diverge el toxodonte *Adinotherium ovinum* representante de la familia **Toxodontidae** en el análisis. El nodo 6 tiene un total de 18 sinapomorfías no ambiguas, de las cuales cuatro son no homoplásicas: el cíngulo labial está ausente en el P2 ($99^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 1); el cíngulo del parastilo y el cíngulo están presentes en los P3-P4 ($113^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 1); presencia de una angulación marcadamente aguda ($<75^{\circ}$) entre los bordes lingual y mesial del M2 ($151^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 1); el cíngulo mesiolingual está presente en los M1-M3 ($166^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 1); presencia en la ulna de la faceta ulnopisiforme ($258^{\circ \rightarrow 0}$; IR= 1); la forma del M3 es subtriangular ($139^{\circ \rightarrow 0}$; IR= 0,8); la dentición es de corona alta ($73^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,8); el borde distal de la sínfisis mandibular se sitúa a la altura del p4 ($184^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,8); el cíngulolabial está presente en el P3 ($117^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,7); el cíngulo distolingual está presente en los P3-P4 ($115^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,5); el cíngulo labial basal del P3 tiene forma afilada ($116^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,5); la imbricación molar está presente en los M1-M2 o M2-M3 ($140^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,5); la foseta distocingular está ausente en los M2-M3 ($159^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,5); la cresta deltoidea formando una lámina lateral está presente en el húmero ($241^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,5); la orientación de la faceta ectal del calcáneo o astrágalo es escalonada ($293^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,5); el ratio MDL/BLW del P4 se sitúa entre 0,8 y 1,2 ($123^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,4); la longitud distal mandibular entre el borde del talónido del m3 y el borde distal mandibular/ longitud de la serie molar es mayor o igual a 2,2 ($221^{\circ \rightarrow 0}$; IR= 0,4); y la fosétida del entolófido está presente en el p4 ($206^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,3).

El taxón *A. ovinum* se caracteriza por un total de 30 autapomorfías: el foramen incisivo tiene presente una cresta ósea que no es el foramen palatino ($48^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 1); distribución de esmalte en todo el perímetro de los M1-M3 salvo parte de las caras labial, mesial y distal ($141^{\circ \rightarrow 1}$; IR= 0,9); distribución de esmalte en todo el perímetro de los P3 y P4 salvo parte de las caras labial, mesial y distal ($111^{\circ \rightarrow 2}$; IR= 0,9); alargamiento del premaxilar medido como longitud del paladar desde el borde

distal del M3 hasta el borde rostral del premaxilar / longitud del premaxilar es menor o igual a 3,2 ($160^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,8); la fosa de la cabeza radial es ondulada ($2590^{0\rightarrow 1}$; IR=0,8); el ratio MDL / BLW del m3 es mayor a 3 ($2290^{12\rightarrow 3}$; IR= 0,7); cíngulos lingual y labial de los M1-M3 normalmente presentes ($168^{23\rightarrow 1}$; IR= 0,7); premolares y molares definitivos erupcionan simultáneamente ($740^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); los bordes laterales de la sínfisis de la rama mandibular son paralelos o pseudoparalelos ($1820^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); la angulación o depresión ventral está presente en contacto con el maxilar ($340^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); el ratio MDL / BLW del m1 es siempre mayor de 1,6 ($2272^{2\rightarrow 3}$; IR= 0,6); ausencia de pliegue lingual en el trigónido en los m1-m2 ($2081^{0\rightarrow 0}$; IR= 0,5); la eminencia capitular está presente en la cabeza radial ($2600^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5); la cabeza astragalar con forma de lágrima debido a expansión plantar y lateral ($2871^{2\rightarrow 2}$; IR= 0,5); proceso paraoccipital más ancho que largo ($440^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,3); el tamaño relativo de la corona del I1 es más bajo que el de otros incisivos ($910^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,3); los bordes laterales del premolar son siempre divergentes ($530^{0\rightarrow 2}$; IR= 0); la corona del I2 es más alta que la de los demás incisivos ($920^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el parastilo y el surco del parastilo del P3 están siempre ausentes ($1070^{0\rightarrow 3}$; IR= 0); el surco del parastilo y el pliegue del paracono del P4 están normalmente ausente ($1260^{0\rightarrow 2}$; IR= 0); la foseta distolabial está presente durante el desgaste ($1580^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el diastema inferior está presente entre los p1-p2 ($1710^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); la altura oclusal del i1 es ventral a la de los premolares y molares ($1781^{0\rightarrow 0}$; IR= 0); los bordes laterales de la sínfisis son rostralmente divergentes ($1790^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el pliegue labial entre el trigónido y el talónido es de esmalte doble ($2100^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el metacromion de la escapula esta expandido distocaudalmente ($2360^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el metacromion secundario está presente ($2370^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el trayecto de la espina escapular es diagonal al eje proximodistal escapular ($2380^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); y la fisura media está ausente en las falanges ungueales ($2781^{2\rightarrow 2}$; IR= 0).

El nodo 7 destaca a *Archaeohyrax suniensis* que es el miembro de la familia *Archaeohyracidae* analizado en esta filogenia y que esta soportado por un índice de Bremer de 10 (fig 1, anexo V). El nodo 7 presenta 15 sinapomorfias no ambiguas y homoplásicas: el ratio MDL / BLW del M1 es entre 1 y 1,4 ($1360^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,8); los bordes ventral y dorsal del cuerpo mandibular son convergentes rostralmente ($1800^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,8); el pliegue labial de esmalte está presente en el p4 ($1980^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,8); la espina rostral del premaxilar está presente ($150^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,8); el I2 caniniforme está ausente ($890^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,7); la proyección rostroventral del ectotimpánico está presente ($410^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); el pliegue labial del p4 está presente ($2000^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); el ratio MLD/BLW es menor o igual a 1,6 ($2272^{2\rightarrow 0}$; IR=0,6); el P4 es de forma subtriangular ($1252^{0\rightarrow 1}$; IR=0,6); la cresta supinadora está proyectada caudolateralmente ($2461^{0\rightarrow 0}$; IR= 0,5); el P3 tiene forma subtriangular ($1060^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4); el diastema superior entre I1-I1 está ausente ($650^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4); la extremidad caudodorsal del maxilar y el nasal están prácticamente a la misma altura ($570^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,3); hay únicamente un pliegue lingual en el talónido del m3 ($2130^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,3) y el límite distal del borde troclear medial marca el borde distal del húmero ($2520^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,3). Los arqueohirácidos han sido formalmente considerados miembros del suborden Typotheria por varios autores (Croft *et al.*, 2003; Reguero *et al.*, 2003; Billet

et al., 2008; Reguero y Prevosti, 2010). *Archaeohyrax suniensis* se identifica por 14 autapomorfías: mordida rodentiforme presente ($52^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); el ratio de longitud desde el borde condilar craneal hasta el borde rostral del premaxilar / la altura máxima craneal es mayor o igual a 2,8 ($1^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,5); la orientación del borde distal del proceso cigomático del hueso frontal es laterodistal ($3^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,5); el borde mesial del I1 es cóncavo distalmente ($78^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5); el ratio MDL / BLW del P4 es entre 1,2 y 1,8 ($123^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,4); la disposición de esmalte en el i2 se dispone en las caras labial y lingual sin conexión entre ambos ($194^{012\rightarrow 3}$; IR= 0,4); el borde lateroventral del arco cigomático está orientado lateroventralmente o ventralmente ($27^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,3); la altura de la cavidad rostral del premaxilar está restringida a la altura del I1 ($12^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,25); el borde rostral del arco cigomático está a la altura del M2 ($24^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,25); el ratio MDL / BLW del I1 es mayor o igual a 3 ($75^{01\rightarrow 2}$; IR= 0); el protocono acanalado del P4 está presente ($129^{1\rightarrow 0}$; IR= 0); la foseta mesiolabial está presente durante el desgaste ($156^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); la fosétida del m3 está presente durante el desgaste ($218^{0\rightarrow 1}$; IR= 0) y la fosétida redondeada está presente entre el entolofido y el hipolofido en el m3 ($222^{0\rightarrow 1}$; IR= 0). Los resultados expuestos hasta ahora indican un claro problema de clasificación de los notoungulados al nivel suprafamiliar, considerando que los nodos (8 y 9) no son tan robustos, con débiles soportes de Bremer.

El nodo 8 está muy poco consensuado y tiene un bajo índice de Bremer (fig. 1, anexo V). De este nodo diverge la especie *Eurygenium pacegnum* representante de la familia **Notohippidae**, que es considerado un toxodonto (Shockey *et al.* 1997). El nodo 8 se identifica con un total de 8 sinapomorfías no ambiguas, una sola siendo no homoplásica: la forma del i3 es pseudorrectangular ($196^{0\rightarrow 5}$; IR= 1); el parastilo está presente en el P2 ($96^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,7); la forma del i2 es pseudorectangular ($193^{0\rightarrow 5}$; IR= 0,7); presencia de un pliegue lingual en el talónido del m3 ($217^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); la anchura posobital del arco cigomático (bordes ventral y dorsal) es distalmente divergente ($13^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5); el borde distal de la cresta pectoral del húmero no sobrepasa la mitad distal de la diáfisis ($244^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5); el borde distal de la plataforma se inclina ventrolateralmente ($9^{0\rightarrow 2}$; IR= 0,5); y el diastema superior entre I2-I3 está ausente ($67^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,3).

Eurygenium pacegnum se identifica por un total de trece autapomorfías: el ratio MDL / BLW del m3 siempre es mayor o igual a 3 ($229^{012\rightarrow 3}$; IR= 0,7); el borde distal del I1 es plano ($79^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,7); presencia de fosétida de trigónido-talónido durante el desgaste ($219^{012\rightarrow 3}$; IR= 0,7); el ratio MDL / BLW del P4 es siempre más ancho que largo ($105^{3\rightarrow 0}$; IR= 0,5); el P2 es de forma oval ($95^{23\rightarrow 1}$; IR= 0,5); la imbricación molar está ausente ($140^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,5); la longitud distal mandibular desde el borde distal del talónido del m3 hasta el borde distal mandibular / longitud mesiodistal de la serie molar (m1-m3) está entre 1,45 y 2,2 ($211^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4); el borde rostral de la coana medial sobrepasa rostralmente la línea molar ($19^{1\rightarrow 0}$; IR= 0); el I3 es pseudocuadrangular ($90^{03\rightarrow 4}$; IR= 0); el parastilo y el surco mesial del paracono están desplazados medialmente ($98^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el metastilo está presente en el P2 ($101^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el parastilo y el surco del paracono de los P3-P4 están desplazados

medialmente ($1120^{\rightarrow 1}$; IR= 0) y el esmalte está presente en el borde lingual de los i1-i2 ($1870^{\rightarrow 1}$; IR= 0).

El nodo 9 tal y como ocurre con el 8 está muy poco consensuado y tiene un índice de Bremer de 2 y de él diverge la especie *Federicoanaya sallaensis* que es el representante de la familia Interatheriidae. El nodo 9 se identifica por 11 sinapomorfías no ambiguas y homoplásicas: el ratio MDL / BLW m1 es siempre mayor a 1 ($2310^{\rightarrow 3}$; IR= 0,8); el borde distal de la cresta deltoidea del húmero no sobrepasa la mitad distal de la diáfisis ($2430^{\rightarrow 1}$; IR= 0,8); el eje del olecranon está orientado medialmente ($2560^{\rightarrow 1}$; IR= 0,7); los premolares definitivos erupcionan después de los molares ($740^{\rightarrow 2}$; IR= 0,6); el borde caudal del olecranon está inclinado cranealmente ($2551^{\rightarrow 2}$; IR= 0,6); la foseta distocingular está ausente en los M2-M3 ($1591^{\rightarrow 0}$; IR= 0,5); el pliegue lingual del trigónido está ausente en los m1-m2 ($2081^{\rightarrow 0}$; IR= 0,5); la forma del cuello del astrágalo es corta y sin restricción lateromedial ($2861^{\rightarrow 0}$; IR= 0,5); la forma de la cabeza astragalar es subesférica ($2871^{\rightarrow 0}$; IR= 0,5); la proyección proximomedial está presente en el navicular ($2951^{\rightarrow 0}$; IR= 0,5); y la fosétida del entolofido del p4 es ausente ($2061^{\rightarrow 0}$; IR=0,3). *Federicoanaya sallaensis* se identifica por un total de 18 autapomorfías: los bordes lateral y mesial de la tróclea del astrágalo son simétricos entre sí ($2881^{\rightarrow 0}$; IR= 0,7); el ratio MDL / BLW del m2 es normalmente mayor a 1,6 ($2283^{\rightarrow 2}$; IR= 0,6); el ratio de la longitud desde el borde condilar craneal hasta el borde rostral del premaxilar / la altura máxima craneal es mayor o igual a 2,8 ($11^{\rightarrow 0}$; IR= 0,5); el proceso cigomático del hueso frontal está orientado laterostralmente ($31^{\rightarrow 0}$; IR= 0,5); la angulación en el borde ventrocaudal del arco cigomático está presente y bien marcada ($220^{\rightarrow 1}$; IR= 0,5); el borde mesial del I1 es cóncavo distalmente ($782^{\rightarrow 0}$; IR= 0,5); existe una orientación lateroventral o ventral del borde lateroventral del arco cigomático ($271^{\rightarrow 2}$; IR= 0,3); la altura de la corona del I1 es ventral a la altura relativa de molares y premolares ($910^{\rightarrow 1}$; R= 0,3); el borde rostral del arco cigomático se encuentra a la altura del M2 ($241^{\rightarrow 0}$; IR= 0,3); el pliegue (o surco) lingual de esmalte tiene la forma de vértice agudo ($2010^{\rightarrow 1}$; IR= 0,1); las crestas nucas están poco marcadas ($641^{\rightarrow 0}$; IR= 0); el i3 es forma oval en sección ($9003^{\rightarrow 1}$; IR= 0); el surco distal al paracono está presente en el P4 ($1270^{\rightarrow 1}$; IR= 0); el pliegue del metacono está presente en el P4 ($1281^{\rightarrow 0}$; IR=0); el borde labial del M3 es convexo labialmente ($1620^{\rightarrow 1}$; IR= 0); el borde distal de la rama mandibular es convexo distalmente ($1811^{\rightarrow 2}$; IR= 0); el pliegue (o surco) lingual del pliegue de esmalte del p4 forma un pliegue agudo ($2100^{\rightarrow 1}$; IR= 0); el ratio de longitud Mc III/ Mt III es menor o igual a 1,5 ($2791^{\rightarrow 0}$; IR= 0). La especie *Federicoanaya sallaensis* que es representante de la familia **Interatheriidae** y es considerada como un miembro basal del suborden Typotheria (Billet, 2011). El nodo 10 tiene un índice de Bremer de 5 y de él deriva la especie *Hemibegetotherium trilobus*. Este nodo se identifica con un total de 13 sinapomorfías no ambiguas de las cuales una sola no es homoplásica, las otras son poco homoplásicas: el protocono acanalado está ausente en los M1-M2 ($1640^{\rightarrow 1}$; IR= 1); la foseta central está ausente en el P4 ($1330^{\rightarrow 1}$; IR= 0,9); la fosa de la cabeza radial es ondulada ($2590^{\rightarrow 1}$; IR= 0,8); la faceta fibular del calcáneo es pequeña o ausente ($2911^{\rightarrow 0}$; IR= 0,8); el pliegue lingual del

talónido está siempre presente en el m3 ($216^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,7); el valle lingual durante el desgaste está ausente en los M2-M3 ($155^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,7); la orientación de la prominencia dorsal del calcáneo es oblicua ($290^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,7); la faceta fibular del calcáneo es de forma lenticular ($292^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,7); la faceta calcaneonavicular está ausente ($294^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,7); la distribución del cemento está localizado mayoritariamente en la cara lingual ($205^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); la mordida de tipo rodentiforme está presente ($52^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); el pliegue lingual en el talónido está normalmente presente en el m2 ($212^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6) y la orientación de la faceta ectal del calcáneo es horizontal ($293^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,5).

Hemihegetotherium trilobus se identifica con un total de 25 autapomorfías: el ratio MDL / BLW del M1 es entre 1,4 y 1,75 ($136^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,8); el pliegue labial de esmalte está ausente en el p4 ($198^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,8); el M3 es cuadrangular ($139^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,8); la espina rostral está presente en el proceso nasal del premaxilar ($15^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,8); la altura transversal del borde distal mandibular se encuentra a la altura del p3 o es mesial a este ($184^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,8); el borde distal del I1 es curvo ($79^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,7); el cemento está presente en todo el perímetro del p4 ($205^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,6); el ángulo entre el borde rostral del arco cigomático y el plano sagital craneal es un ángulo recto ($6^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,6); el índice braquial del humero (BIr) es mayor a 100 ($253^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); el ratio MDL / BLW del m1 es mayor a 1,6 ($227^{10\rightarrow 12}$; IR= 0,6); el borde ventral del arco cigomático desde el borde rostral de la órbita hasta el borde caudal del proceso cigomático del hueso temporal es mayoritariamente cóncavo ($21^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,6); el ratio MDL del P4/MDL del M1 es mayor o igual a 0.75 y menor de 1 ($134^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5); el ratio de MDL / BLW del P4 es entre 1,2 y 1,8 ($123^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,4); la disposición del esmalte en el i2 se encuentra en la cara labial y en parte de la cara lingual (sin conexión entre sí) ($194^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4); el pliegue lingual está ausente en los m1-m2 ($209^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,4); la crista2-crochet está ausente en los M1-M3 ($142^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,3); la mayor anchura del arco cigomático es rostral a la órbita ($14^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el borde rostral de la muesca lateral palatina es distal al M3 ($28^{1\rightarrow 2}$; IR= 0); el proceso paraoccipital es más ancho que largo ($44^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el ratio MDL / BLW del I1 es mayor o igual a 3 ($75^{0\rightarrow 2}$; IR= 0); la altura de la corona del i1 es ventral a la altura de la corona de premolares y molares ($178^{1\rightarrow 0}$; IR= 0); las líneas labiales establecidas por molares y premolares son pseudoparalelas entre sí ($185^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el grosor del esmalte supera el grosor del cemento, independientemente de su posición ($204^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); la tibia y la fibula están fusionadas proximalmente ($283^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); y la tibia y la fibula están fusionadas distalmente ($284^{0\rightarrow 1}$; IR= 0).

La familia **Mesotheriidae** se identifica en el nodo 11, tiene un índice de Bremer y soportes de Jackknife y de Bootstrap de 5, 55 y 39 respectivamente. Este nodo diferencia las dos subfamilias de mesoterios (Mesotheriinae y Trachytheriinae) y se identifica por 18 sinapomorfías no ambiguas cuatro de ellas no son homoplásicas y siete poco homoplásicas: la coana medial está ausente ($18^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); el foramen carotideo posterior y medial a la bula timpánica está ausente ($61^{1\rightarrow 0}$; IR= 1); el borde posterior de la bula que continua con el proceso paraoccipital está presente ($62^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); los molares superiores son trilobulados (incluso con poco desgaste) y con presencia de un largo

y redondeado lóbulo medial ($135^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); la distribución exterior de esmalte esta en todo el perímetro de los M1-M3 salvo en las caras mesial y distal ($141^{0\rightarrow 2}$; IR= 0,9); la distribución de esmalte es exclusiva de la cara labial del I1 (aunque inicialmente puede distribuirse en todo el perímetro ($83^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,9); esmalte presente en todo el perímetro de los P3 -P4 salvo las caras mesial y distal; ($111^{0\rightarrow 1}$; IR=0,9); I1 curvo en todo su recorrido ($76^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,9); el I1 es oval ($77^{4\rightarrow 1}$; IR= 0,8); el esmalte en el p4 es ausente en el borde mesiolingual del paralófidio y en la cara distal del talónido ($202^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,7); el límite distal de la cresta pectoral del húmero sobrepasa la mitad proximal ($244^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,7); el i1 es trapezoidal ($188^{5\rightarrow 2}$; IR= 0,5); la cresta supinadora del húmero se orienta lateralmente ($247^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5); el diastema superior I1-I1 está presente ($65^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,4); el ratio de la longitud distal mandibular desde el borde del talónido hasta el borde distal mandibular/ longitud mesiodistal de la serie molar (m1-m3) es entre 1,45 y 2 ($221^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4); el extremo caudodorsal del maxilar, en relación con la altura del nasal, se encuentra menos proyectado rostralmente ($57^{2\rightarrow 0}$; IR= 0,3); la altura del borde distal de la cavidad rostral del premaxilar está restringida a la altura de la superficie oclusal del I1 ($12^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,3); el ratio de la anchura del foramen incisivo (en el punto medio)/anchura del premaxilar a esa misma altura es mayor a 0,25 ($58^{2\rightarrow 0}$; IR= 0,3).

El nodo 12 identifica la monofilia de la subfamilia **Trachytheriinae**. Este nodo está fuertemente sustentado con un índice de Bremer de 10 y soportes de Jackknife y Bootstrap de 97 y 98 y se identifica por 10 sinapomorfías no ambiguas pero homoplásicas: el ratio MDL / BLW del M1 es mayor o igual a 1 ($136^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,8); la fosétida del trigónido-talónido está presente ($219^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,7); el pliegue lingual del talónido esta normalmente ausente en el m2 ($212^{1\rightarrow 3}$; IR= 0,6); el P3 es siempre más ancho que largo ($105^{3\rightarrow 0}$; IR= 0,5); los bordes laterales del foramen incisivo son rostralmente divergentes ($51^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5); el recorrido transversal en el paladar de la sutura del premaxilar con el maxilar es ligeramente convergente rostralmente ($56^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,5); el borde mesial del I1 es curvo ($78^{2\rightarrow 0}$; IR= 0,5); el i1 es más ancho en la parte mesial que en la distal ($189^{0\rightarrow 2}$; IR= 0,4); el ratio MLD/BLW del p4 es siempre menor o igual a 1,5 ($197^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,3); y la fosa suborbitaria alcanza la zona media de la plataforma infraorbitaria ($5^{2\rightarrow 1}$; IR= 0,3). La especie *Trachytherus ramirezi* sería el taxón más basal y el grupo hermano del clado conformado por *Tr. spegazzinianus* y *Tr. alloxus* (Shockey *et al.*, 2016). *Trachytherus ramirezi* se identifica por siete autapomorfías: el ratio BLW m1 / BLW m2 es siempre menor a 1 ($231^{3\rightarrow 0}$; IR= 0,8); anchura posorbital del arco cigomático con bordes ventral y dorsal pseudoparalelos ($13^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,5); el P3 tiene una forma subcuadrangular o subrectangular ($106^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,4); la fosa suborbitaria de la plataforma infraorbital está restringida rostralmente ($5^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,3); la altura del foramen infraorbitario está ubicada a la altura o mesial al P4 ($20^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,3); la imbricación M1-M2 es menor o igual a 1.2 ($153^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,2); los bordes lateral y medial de la diastema mandibular ($270^{1\rightarrow 0}$; IR= 0). El nodo 13, que identifica a las otras especies de traquiterinos más derivadas, presenta un índice de Bremer de 1 y soportes de Jackknife de 48 y de

Bootstrap de 41. Este nodo se identifica solamente por dos sinapomorfías no ambiguas y homoplásicas: el pliegue lingual del talónido está normalmente presente ($216^{0\rightarrow 2}$; IR= 0,7); y la foseta medial la cual aparece durante el desgaste, está presente en el M1 ($154^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4).

El taxón *Tr. spegazzinianus* se identifica con cinco autapomorfías: el pliegue lingual en el talónido del m3 se encuentra siempre ausente ($216^{2\rightarrow 3}$; IR= 0,7); el pliegue de esmalte o surco lingual está ausente en el p4 ($200^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,6); la fosa infraorbitaria ocupa prácticamente la totalidad de la plataforma infraorbitaria ($11^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4); el pliegue del esmalte, o surco lingual, del metalofo en los M2 y M3, está normalmente ausente ($152^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); y el grosor del cemento, independientemente de su disposición, supera el grosor del esmalte ($204^{0\rightarrow 1}$; IR=,0). *Trachytherus alloxus* se identifica con 3 autapomorfías: dentición de corona baja ($73^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,8); la altura del borde distal de la sínfisis mandibular se localiza a la altura del M1 ($184^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,8); y la foseta distolabial está presente en los M1-M2 durante el desgaste ($157^{0\rightarrow 1}$; IR= 0).

El nodo 14 identifica a la subfamilia **Mesotheriinae**, con un índice de Bremer y soportes de Jackknife y Bootstrap de 5, 88 y 76 respectivamente, por lo que ese nodo está muy bien sustentado. Además, este nodo se identifica con dieciséis sinapomorfías, la mitad so no homoplásicas y seis poco homoplásicas: el proceso palatino del foramen incisivo se encuentra hundido pero es visible ($46^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); el foramen posglenoideo es rostral al proceso posglenoideo ($59^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); el foramen yugular posterior es redondeado y medial a la pared posterior de la bula ($60^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); el diastema superior I1-P4 está presente ($69^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); el I2 está ausente ($87^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); el P2 está ausente ($94^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); los molares superiores son trilobulados con largo y redondeado lóbulo medial, persistentes en la trilobulación con el desgaste ($135^{1\rightarrow 2}$; IR= 1); el diastema i2-p4 está presente ($172^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); el canino está ausente ($93^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,9); el ratio de la longitud del paladar desde el borde distal del M3 hasta el borde rostral del maxilar / la longitud del premaxilar es menor a 3,2 ($16^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,8); los bordes ventral y dorsal del cuerpo mandibular son paralelos o pseudoparalelos ($180^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,8); el M1 es subrectangular ($137^{0\rightarrow 2}$; IR= 0,8); el M2 es subrectangular ($138^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,8); el M3 es subrectangular ($139^{0\rightarrow 2}$; IR= 0,8); la angulación en el borde ventrocaudal del arco cigomático está presente ($22^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5); y la crista2-crochet de los M1-M3 se localiza lingualmente y forma un lóbulo independiente entre paralofo y metalofo ($143^{0\rightarrow 1}$; IR=0,3).

Los siguientes nodos al 14 se identifican con bajos índices de Bremer y soportes de Jackknife y de Bootstrap no muy sólidos. El nodo 15 identifica la monofilia del clado conformado por *Microtypotherium choquecotense*, *Altityotherium chucalense* y *Eotypotherium chico*. Esta monofilia se identifica con dos sinapomorfías no ambiguas, de las cuales una es poco homoplásica: el ratio MDL / BLW en el m1 es siempre menor o igual a 1 ($231^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,8); el ratio entre el MDL del P4/ MDL del M1 es mayor o igual a 0,75 y menor a 1 ($134^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5).

Según los resultados del análisis filogenético, *M. choquecotense* se identifica como el taxón más basal de la subfamilia Mesotheriinae tal y como propuso Villarroel (1974b) y se identifica por seis autapomorfías: el ratio MDL / BLW del m2 es siempre menor a 1,6 ($228^3 \rightarrow 0$; IR= 0,6); la bula timpánica presenta una marcada globosidad ventral ($37^1 \rightarrow 0$; IR= 0,6); el pliegue lingual en el talónido del m2 está siempre ausente ($212^1 \rightarrow 3$; IR= 0,6); el borde laterocaudal de la porción escamosa del temporal es plano ($63^0 \rightarrow 1$; IR= 0,4); el borde caudal de la fosa suborbitaria en la plataforma infraorbital alcanza caudalmente más allá de la mitad de la plataforma infraorbital ($5^2 \rightarrow 1$; IR= 0,3); y el surco distal al paracono en el P3 está siempre ausente ($109^0 \rightarrow 3$; IR= 0,3). El grupo monofilético que agrupa *E. chico* y *A. chucalense* se identifica por el nodo 16, el cual solo tiene un índice de Bremer de 1 y presenta las siguientes tres sinapomorfías no ambiguas y homoplásicas: el pliegue lingual en el talónido está siempre presente en el m2 ($212^1 \rightarrow 0$; IR= 0,6); el área de ocupación de la fosa infraorbitaria corresponde prácticamente a la totalidad de la plataforma infraorbitaria ($11^0 \rightarrow 1$; IR= 0,4); el ratio entre el MDL / BLW del P3 es normalmente más ancho que largo ($105^3 \rightarrow 1$; IR= 0,3). El taxón *Eo. chico* tiene cinco autapomorfías: el ratio entre MDL / BLW del m3 es normalmente mayor o igual a 3 ($229^0 \rightarrow 1$; IR= 0,7); la fosétida entolófido está presente en el p4 ($206^0 \rightarrow 1$; IR= 0,3); el ratio entre el MLD del m3 / el talónido del m3 es mayor o igual a 1,4 ($230^0 \rightarrow 1$; IR= 0,3); la imbricación M1-M2 (anchura del parastilo del M2 hasta el borde lingual del metacono del M1/anchura labiolingual del M1 es menor o igual a 1,2 ($153^0 \rightarrow 1$; IR= 0,2); el borde lingual de la crista2-crochet del M3 se sitúa en la matriz dentaria respecto a la línea lingual establecida entre paralofo y metalofo ($146^0 \rightarrow 1$; IR= 0). La especie *Al. chucalense* se identifica por dos autapomorfías: el P3 es subcircular ($106^0 \rightarrow 1$; IR= 0,4); y el pliegue de esmalte lingual del metalofo del M3 esta normalmente ausente o normalmente presente ($163^0 \rightarrow 12$; IR= 0). Según estos resultados, la única autapomorfía que presentan ambos que además tiene poca homoplasia es que en *E. chico* el ratio entre MDL/BLW del m3 normalmente es mayor o igual a 3, el resto de las autapomorfías son fuertemente homoplásicas. Lo que podría indicar podría indicar que estas especies son sinónimas entre sí, incluso aceptando las diferencias de tamaño entre sí especialmente en el caso de *Eo. chico* (Croft *et al.*, 2004).

El nodo 17 tiene un índice de Bremer de tan solo 2 y está soportado por cuatro sinapomorfías no ambiguas de las que tres (las últimas indicadas) son poco homoplásicas: el proceso palatino doble y delgado sobre el foramen incisivo está ausente ($45^0 \rightarrow 1$; IR= 0,8); el ratio MDL/BLW del m3 es siempre mayor a 3 ($229^0 \rightarrow 3$; IR= 0,7); el borde distal del I1 es curvo ($79^1 \rightarrow 0$; IR= 0,7); y la imbricación entre el M1 y M2 es menor o igual a 1,2 ($153^1 \rightarrow 0$; IR= 0,2).

La especie *Al. paucidens* se identifica con nueve autapomorfías: la distribución de esmalte en el I1 está presente en las caras labial y lingual ($83^{12} \rightarrow 0$; IR = 0,9); el ratio MDL/BLW del m1 es siempre mayor o igual a 1,6 ($227^1 \rightarrow 3$; IR= 0,6); el pliegue lingual en el talónido del m2 está siempre presente ($212^1 \rightarrow 0$; IR= 0,6); el diastema superior I1-I1 está presente ($65^0 \rightarrow 1$; IR= 0,4); el ratio

MDL/BLW del p4 es siempre mayor o igual a 1,5 ($197^{0\rightarrow 3}$; IR= 0,3); el foramen incisivo está separado en la crista media por una cresta que no corresponde al foramen incisivo ($48^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el P3 está ausente ($104^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el metalofo con pliegue lingual de esmalte está siempre presente en los M2-M3 ($152^{0\rightarrow 3}$; IR= 0); y el metalofo del M3 con pliegue de esmalte lingual está siempre presente ($163^{0\rightarrow 3}$; IR= 0).

Los resultados de los nodos explicados a partir de este punto (nodos 18-26) en el árbol consenso (resultados de TNT como PAUP) tienen tan solo un índice de Bremer de 1, por lo que se encuentran muy poco sustentados; los otros soportes como Jackknife o Bootstrap (figs 1 y 2, anexo V) tampoco son altos. Del nodo 18 se deriva la especie '*Plesiotypotherium*' sp. del yacimiento de Nazareno, estudiada tan solo a través del manuscrito de Oiso (1991), cuyos materiales se encuentran perdidos. El nodo 18 tiene un total de dos sinapomorfías no ambiguas y poco homoplásicas: el ratio MDL/BLW del M1 está entre 1,4 (o igual) hasta 1,75 ($136^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,8); m y los bordes laterales del diastema I1-P4 son normalmente convergentes o paralelos ($54^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,8). El taxón '*Plesiotypotherium*' sp. de Nazareno se identifica por tres autapomorfías: ratio de MDL/BLW del m1 siempre menor o igual a 1,6 ($228^{2\rightarrow 1}$; IR=0,7); el borde caudal del olecranon si sitúa en el mismo eje que el del borde craneal de la diáfisis ($255^{0\rightarrow 1}$; IR=0,6); el ratio de MLD/BLW m2 es normalmente mayor a 1,6 ($227^{0\rightarrow 1}$; IR=0,6). En este taxón, parece además que los caracteres 227 y 228 están ligados entre sí. Estos resultados concuerdan con la idea de que estas especies pequeñas de mesoterinos (ver estimación de masa corporal de Croft *et al.*, 2004) no difieren mucho entre sí considerando además que los taxones están pobremente representados, por lo que se requiere de nuevo material de estudio para conocer mejor las características de esta especie.

Del nodo 19 divergen por un lado el nodo 20 que representa el grupo monofilético formado por *Eutypotherium lehmannitschei*, '*Pl.*' *minus* (desafortunadamente esta especie está representada tan solo por mandíbulas) y los mesoterinos más derivados que se encuentran a partir del nodo 21. El nodo 19 se identifica con cuatro sinapomorfías no ambiguas, de las cuales una es no homoplásica y una otra poco homoplásica: el surco lingual está presente en el I1 ($80^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); el I1 es de forma oclusal arriñonada ($77^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,8); el ratio MDL/BLW del P4 es mayor o igual a 0,75 ($134^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5); y la fosa suborbitaria alcanza la línea media de la plataforma infraorbital ($5^{2\rightarrow 1}$; IR= 0,3). El nodo 20 se identifica por dos sinapomorfías no ambiguas y homoplásicas: el pliegue lingual del m2 esta normalmente ausente ($212^{1\rightarrow 2}$, IR= 0,6) y el ratio MDL/BLW del p4 es normalmente mayor o igual a 1,5 ($197^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,3). El taxón *Eutypotherium lehmannitschei* se identifica por tres autapomorfías: el esmalte está ausente en la cara distal del talónido del p4 ($202^{1\rightarrow 3}$; IR= 0,7); el cemento está ausente en el p4 ($203^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,6); y el pliegue lingual en el talónido del m2 está siempre ausente ($212^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6). El taxón '*Pl.*' *minus* se identifica con cuatro autapomorfías: el pliegue lingual esta normalmente presente en el talónido del m3 ($216^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); el ratio MDL/BLW del p4 es normalmente mayor a 1,5 ($197^{2\rightarrow 3}$; IR= 0,3); el ratio entre la

MDL del m3 y el talónido del m3 es mayor o igual a 1,4 ($230^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,3); y el pliegue lingual está ubicado a la altura talónido-trigónido y forma un pliegue doble de esmalte ($210^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0).

El nodo 21 (*Plesiotypotherium* y los mesoterios más derivados) se identifica por cuatro sinapomorfías no ambiguas y homoplásicas: los bordes laterales del foramen incisivo son rostralmente divergentes ($51^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,5); el ancho bucolingual del I1 es más ancho en su parte distal que la mesial ($189^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,4); el foramen incisivo no es simétrico en sus bordes rostral y distal ($50^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,2); y la imbricación de los M1-M2 es entre 1,2 y 1,5 ($153^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,2).

El nodo 22 identifica la monofilia del género *Plesiotypotherium* constituido por *Pl. achirensense* y *Pl. casirensense* y se identifica de acuerdo a cinco sinapomorfías no ambiguas, de las cuales una sola es no homoplásica: la anchura de la epífisis distal del Mc I es prácticamente la misma que la de la diáfisis ($266^{0 \rightarrow 1}$; IR= 1); el pliegue lingual del talónido del m3 esta normalmente presente ($216^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,7); el ratio de MDL/BLW del m1 es normalmente menor o igual a 1,6 ($227^{2 \rightarrow 1}$; IR= 0,6); la cara labial del i1 es estriada ($192^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,5); y la disposición del esmalte del i2 está en la cara labia y parte lingual ($194^{2 \rightarrow 3}$; IR=0,4). La especie ***Pl. achirensense*** se identifica con 10 autapomorfías: el proceso palatino es doble y delgado sobre el foramen incisivo ($45^{1 \rightarrow 0}$; IR=0,8); el metalofo del M3 con pliegue de esmalte lingual es normalmente ausente ($163^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,5); la cresta supinadora del húmero se proyecta caudolateralmente ($247^{1 \rightarrow 0}$; IR= 0,5); el ratio MDL m3 / longitud del talónido del m3 es mayor o igual a 1,4 ($230^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,3); el surco distal al paracono en el P3 está normalmente presente ($109^{0 \rightarrow 2}$; IR= 0,3); el pliegue del esmalte, o surco lingual, del p4 forma una concavidad ($201^{12 \rightarrow 0}$; IR= 0,1); el borde distal de la rama mandibular es recto ($181^{1 \rightarrow 0}$; IR= 0); el grosor del cemento supera el grosor del esmalte independientemente de su suposición en el p4 ($204^{1 \rightarrow 0}$; IR= 0); el cuerpo del Mc II es recto ($267^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0); y el borde dorsal del semilunar es cuadrado ($273^{1 \rightarrow 0}$; IR= 0). La otra especie del género, ***Pl. casirensense***, se diferencia por tener siete autapomorfías: la distribución del esmalte en los M1-M3 se encuentra en todo el perímetro salvo en la cara distal ($141^{2 \rightarrow 3}$; IR= 0,9); el esmalte está ausente en la cara distal del talónido del p4 ($202^{1 \rightarrow 2}$; IR= 0,7); presencia de un surco lingual en el I1 ($190^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,7); existencia de un ángulo recto entre el borde rostral del arco cigomático y el plano sagital craneal ($6^{1 \rightarrow 2}$; IR= 0,6); el ratio MDL/BLW del p4 es siempre igual o menor a 1,5 ($197^{1 \rightarrow 0}$; IR= 0,3); el ratio de la anchura del foramen incisivo /anchura del premaxilar es mayor a 0,25 ($58^{0 \rightarrow 1}$; IR=0) y la cresta dorsal del diastema i2-p4 es recta ($177^{0 \rightarrow 1}$; IR=0).

El nodo 23 que separa *Typotheriopsis chasicoensis* de los demás mesoterios derivados se basa en tres sinapomorfías no ambiguas y homoplásicas: el borde ventrodistal de la sínfisis mandibular presenta una amplia concavidad ($183^{1 \rightarrow 2}$; IR=0,6); el ratio MDL / BLW del m1 es normalmente menor o igual a 1,6 ($227^{0 \rightarrow 1}$; IR= 0,6); y el pliegue lingual del talónido está siempre presente en el m2 ($212^{1 \rightarrow 0}$; IR= 0,6). ***Typotheriopsis chasicoensis*** presenta siete autapomorfías: el ratio MDL /

BLW del P3 es normalmente más largo que ancho ($105^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,5); el borde mesial del I1 es cóncavo distalmente ($78^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,5); el P3 es subcuadrangular o subrectangular ($106^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,4); el ratio MDL / BLW del p4 es siempre mayor o igual a 1,5 ($197^{1\rightarrow 3}$; IR= 0,3); el borde rostral de la plataforma cigomática tiene forma de una lámina ($250^{1\rightarrow 1}$; IR= 0); el DP4 es trilobulado y pasa a ser bilobulado con el desgaste ($121^{1\rightarrow 0}$; IR= 0).

El nodo 24 separa a *Caraguatypotherium munozi* de los demás mesoterios. Este nodo se identifica por tener cinco sinapomorfías no ambiguas, una no homoplásica y dos poco homoplásicas: el ensanchamiento de la cresta dorsal del diastema mandibular i2-p4 está presente ($175^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); la depresión cóncava en el borde lateroventral del premaxilar está ausente en el diastema I1-P4 ($54^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,8); el pliegue lingual de esmalte está presente en el P4 ($130^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,8); el P4 tiene forma subcuadrangular ($125^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,6); y el ratio MDL del m3 / MDL del talónido del m3 es mayor o igual a 1,4 ($230^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,3). El taxón *Caraguatypotherium munozi* se identifica por tener nueve autapomorfías: el borde lateral del arco cigomático se orienta lateralmente ($79^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,7); el borde caudal del olecranon de la ulna está desplazado distalmente ($255^{2\rightarrow 0}$; IR= 0,6); el borde dorsal de la plataforma infraorbitaria no tiene inclinación en el eje longitudinal ($41^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,6); el pliegue lingual del esmalte está ausente en el p4 ($200^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,6); la cresta deltoidea presenta una lámina lateral ($241^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,5); la fosa suborbitaria se sitúa en la plataforma infraorbital rostral y se encuentra lateralizada ($9^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,5); el ratio MDL / BLW del p4 es siempre menor a o igual a 1,5 ($197^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,3); el pliegue lingual del esmalte está presente en el P3 ($119^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); los bordes lateral y medial del Mc III son paralelos ($270^{1\rightarrow 0}$; IR= 0).

El taxón aún no definido formalmente e identificado como **MNHN Bol V 11753 (=GB 100;** ver Cerdeño *et al.*, 2012), se identifica por tener ocho autapomorfías: presencia de dos pliegues linguales en el talónido del m3 ($217^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); el i1 es pseudorrectangular ($188^{3\rightarrow 5}$; IR= 0,5); la disposición de esmalte en el i2 es en la cara labial ($194^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,3); anchura similar labiolingual continua en toda la longitud del i1 ($189^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4); el pliegue labial del esmalte del p4 forma una concavidad simple ($199^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,3); el surco distal al paracono del P3 está siempre presente ($109^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,3); el pliegue lingual está ausente en el talónido del m1 ($211^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,2) y el cemento supera el grosor del esmalte en el p4 ($204^{0\rightarrow 1}$; IR= 0).

Las topologías de los tres árboles resultantes del análisis con el programa TNT y de los cinco árboles resultantes PAUP, difieren en la repartición de las sinapomorfías y de la agrupación de taxones en los nodos 26, 27, 28 y 29.

a. El árbol uno presenta una topología común tanto en el árbol 1 de TNT como en 1 de PAUP (ACCTRAN) e indica que *Ps. subinsigne* sería la especie más basal seguida de “*Tj.*” *internum*, luego *Ps. maendrum* y finalmente la monofilia de *Me. cristatum* y *Ps. insigne* (fig X.3 A).

- b. El árbol dos indica que *Ps. subinsigne* es la especie más basal seguida por *Ps. maendrum*, “*Ty.*” *internum* y finalmente *Me. cristatum* y *Ps. insigne*. (fig X. 3 B).
- c. El árbol tres indica que la especie más basal sería “*Ty.*” *internum*, luego *Ps. subinsigne*, *Ps. maendrum* y finalmente la monofilia de los taxones más derivados que son *Me. cristatum* y *Ps. insigne* (fig X. 3 C).
- d. Estas dos últimas topologías tan solo aparecen con el análisis usando PAUP:
- i. La primera topología indica que *Ps. subinsigne* sería la especie más basal seguida por *Ps. maendrum*, *Me. cristatum* y finalmente “*Ty.*” *internum* y *Ps. insigne* (fig X. 3 D).
- ii. La última topología muestra que la especie más basal sería *Ps. subinsigne*, seguida por *Ps. maendrum* y luego aparece una politomía triple constituida por *Ps. insigne*, *Me. cristatum* y “*Ty.*” *internum* (fig X. 3 E).

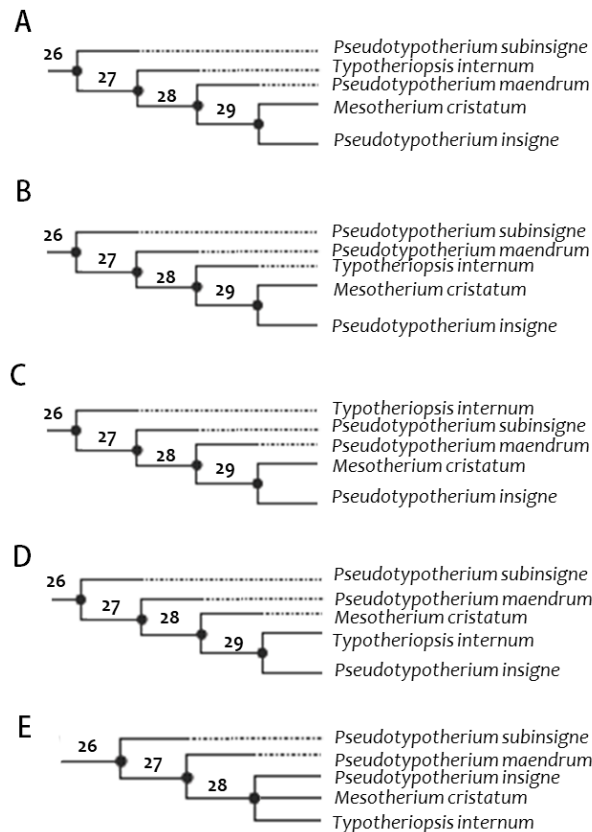


Figura X. 2. Diferencias filogenéticas de los arboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis filogenético usando TNT y PAUP, a partir del nodo 26. **A.** muestra el árbol 1 resultante tanto en TNT como en PAUP (ACCTRAN); **B.** Muestra el árbol 2 resultante tanto en TNT como en PAUP (ACCTRAN); **C.** Muestra el árbol 3 resultante tanto en TNT como en PAUP (ACCTRAN); **D-E.** Muestra el árbol 4 y 5 resultantes en el análisis con PAUP, respectivamente.

El análisis filogenético de estas cinco especies más derivadas de la familia Mesotheriidae (“*Ty.*” *internum*, *Ps. maendrum*, *Ps. insigne*, *Ps. subinsigne*, *Me. cristatum*) obtienen los siguientes resultados con TNT y con PAUP. ***Ps. insigne***, representado por una sola mandíbula, muestra una única autapomorfia tanto usando TNT como PAUP: el borde lingual del trigónido de los m1-m3 se sitúa

más desplazado lingualmente que el límite lingual del talónido ($226^{0\rightarrow 1}$; IR= 0). El taxón *Ps. subinsigne* muestra dos autapomorfías comunes usando TNT: el P4 tiene una forma subtriangular ($125^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,56); el i1 es de forma trapezoidal ($188^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,55) y el ancho bucolingual del i1 es mayor en su parte distal que en la su parte mesial ($189^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,4). Sin embargo, el análisis con PAUP muestra 5 autapomorfías comunes: el P4 tiene una forma subtriangular ($125^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,56); el i1 es de forma trapezoidal ($188^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,55); el borde distal cóncavo del i1, en el que encaja el i2, está siempre presente ($191^{2\rightarrow 3}$; IR= 0,4); el bucolingual del i1 es mayor arte distal que su parte la mesial ($189^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,4); la bula timpánica es plana en vista lateral ($40^{0\rightarrow 1}$; IR= 0). Para el taxón *Ps. maendrum* muestra una sola autapomorfia: el DP4 pasa a ser trilobulado o bilobulado con el desgaste ($121^{0\rightarrow 1}$; IR= 0). El análisis usando PAUP informa de cinco autapomorfías: el borde labial del M2 (ectolofo) es convexo labialmente o normalmente convexo ($161^{0\rightarrow 12}$; IR= 1); el borde labial del M3 (ectolofo) es convexo labialmente o normalmente convexo ($162^{0\rightarrow 12}$; IR= 0,5); el pliegue doble del esmalte o surco lingual forma un espacio interno ($201^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,13); el DP4 pasa a ser trilobulado o bilobulado con el desgaste ($121^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); y la bula timpánica es poco globosa o plana ($40^{0\rightarrow 1}$; IR= 0).

‘Typotherium’ internum en el análisis con TNT presenta seis autapomorfías: el esmalte se encuentra únicamente en la cara distal del talónido del p4 ($202^{01\rightarrow 2}$; IR= 0,69); el proceso coronoide tiene se dispone en el mismo eje que la rama mandibular ($186^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,67); los bordes rostral y distal de la rama mandibular son convergentes dorsalmente ($182^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,6); la deposición del cemento es mayoritaria en la cara lingual ($205^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,63); el parastilo, el surco y el pliegue del paracono están normalmente presente ($126^{0\rightarrow 1}$; IR= 0) y el borde lateral de la placa cigomática forma una lámina ($25^{0\rightarrow 1}$; IR= 0). En el análisis con PAUP, se encuentra un total de 14 autapomorfías: el pliegue lingual del esmalte está ausente en el P4 ($130^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,75); el esmalte está ausente en la cara distal del talónido del p4 ($202^{01\rightarrow 2}$; IR= 0,69); el proceso coronoide se sitúa en el mismo eje que la rama mandibular ($186^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,67); la deposición de cemento se encuentra principalmente en la cara lingual ($205^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,63); los bordes rostral y distal de la rama mandibular son convergentes dorsalmente ($182^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); la globosidad ventral de la bula timpánica está presente y bien marcada y ($37^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,57); el P3 es subrectangular o subcuadrangular ($106^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,44); el borde distal del i1, en el que encaja el i2, está siempre presente ($191^{2\rightarrow 3}$; IR= 0,4); el borde laterocaudal de la porción escamosa del temporal es cóncavo dorsalmente ($63^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,4); el borde lateroventral del arco cigomático esta orientación lateralmente ($27^{2\rightarrow 1}$; IR= 0,33); la fosa suborbitaria en la plataforma infraorbital es rostral y lateralizada ($5^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,33); el pliegue labial del esmalte del p4 forma un vértice agudo ($199^{2\rightarrow 1}$; IR= 0,28); el parastilo, el surco y el pliegue del paracono están normalmente presentes ($126^{0\rightarrow 1}$; IR=0); el borde lateral de la placa cigomática forma una lámina ($25^{0\rightarrow 1}$; IR=0).

El taxón *Mesotherium cristatum* presenta tan solo una autapomorfia en el análisis con TNT: el pliegue labial del esmalte del p4 forma una marcada separación entre el trigónido y el talónido ($199^{2\rightarrow 3}$; IR= 0). El análisis con PAUP informa de treintaicuatro autapomorfías: la forma dorsal del Mc I es curva medialmente ($266^{1\rightarrow 2}$; IR= 1); el ratio MDL / BLW del M1 es mayor o igual a 1,9 ($136^{23\rightarrow 4}$; IR= 0); el I1 es de forma pseudorrectangular pero de la misma con constantes anchura labiolingual constante ($77^{2\rightarrow 4}$; IR= 0,83); la fosa suborbitaria es ausente ($4^{2\rightarrow 4}$; IR= 0,67); el i2 es de forma circular o redondeado ($193^{1\rightarrow 0}$; IR= 6); el ratio MDL / BLW del P4 es mayor o igual a 1,8 ($123^{12\rightarrow 3}$; IR= 0,56); el P4 es sub rectangular y marcadamente bilobulado ($125^{2\rightarrow 3}$; IR= 0,56); el ratio MDL / BLW del P4 es mayor o igual a 1,6 ($134^{2\rightarrow 3}$; IR= 0,55); el i1 es sub rectangular con anchura continua similar ($188^{3\rightarrow 5}$; IR= 0,55); la anchura posorbital del arco cigomático es distalmente convergente ($13^{0\rightarrow 2}$; IR=0,5); la cara labial del i1 es estriada ($192^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5); el borde dorsal de la plataforma infraorbitaria tiene inclinación ventrodiscal ($9^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,46); el P3 es sub circular ($106^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,44); el ancho bucolingual del i1 es similar en todo el diente o mayor en zona medial ($189^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,4); el borde distal cóncavo del I1 en el que encaja el i2, está siempre ausente ($191^{2\rightarrow 0}$; IR= 0,4); los bordes dorsal y ventral del arco cigomático (caudalmente a la órbita) son divergentes entre sí caudodorsalmente ($23^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,33); el ratio entre la anchura de los bordes laterales de ambos I1 / la longitud rostródica de ambos I1 es mayor o igual a 3 ($86^{0\rightarrow 2}$; IR= 0,33); el pliegue labial de esmalte del p4 forma una separación marcada entre trigónido y talónido ($199^{2\rightarrow 3}$; IR= 0,29); la altura de la cavidad rostral del premaxilar es distal al I1 y se sitúa en el premaxilar ($12^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,25); la imbricación dentaria M1-M2 es mayor o igual a 1,5 ($153^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,2); la forma del lacrimal es pseudocuadrangular ($29^{1\rightarrow 2}$; IR= 0); la altura de la depresión ventral del nasal se localiza en el P4 ($35^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el diastema entre el I1 y el P4 tiene bordes siempre divergentes ($55^{012\rightarrow 3}$; R= 0); el ratio MDL /BLW del I1 está entre 2 y 3 ($75^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el surco lingual del I1 ocupa la mayor parte del borde lingual del I1 ($82^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); el ratio entre la anchura de los bordes laterales entre ambos I1 / la longitud rostral de ambos I2 es mayor o igual a 3 ($84^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); la forma del pliegue lingual del P4 es abierto y con protofo y metalofo separados ($132^{01\rightarrow 2}$; IR= 0); los bordes mesial y distal de la cristal2-crochet son normalmente convergentes o paralelos lingualmente ($150^{0\rightarrow 12}$; IR= 0); el borde labial del M2 (ectolofo) es normalmente convexo ($161^{0\rightarrow 3}$; IR= 0); el borde labial del ectolofo del M3 es siempre convexo ($162^{0\rightarrow 3}$; IR= 0); la cresta dorsal del diastema i2-p4 corresponde a una lámina gruesa ($173^{0\rightarrow 1}$; IR=0); el cuerpo del Mc II es recto ($268^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); y el borde laterodorsal de la epífisis proximal del Mc III tiene una angulación marcada ($269^{0\rightarrow 1}$; IR= 0).

b. Análisis B

En el análisis B, se realiza el mismo análisis que en el análisis A, pero con algunas diferencias. Para empezar los taxones *Eotypotherium chico*, *Altitypotherium chucalense* y *Altitypotherium paucidens* se han

sinonimizado entre sí; en parte debido a los resultados del análisis A. Esta sinonimia ha sido indicada como el taxón “Terminal 1”. Otra modificación respecto al análisis anterior es la eliminación de los dos taxones (*Plesiotypotherium minus*, y *Pseudotypotherium insigne*) que se conocían únicamente por restos mandibulares.

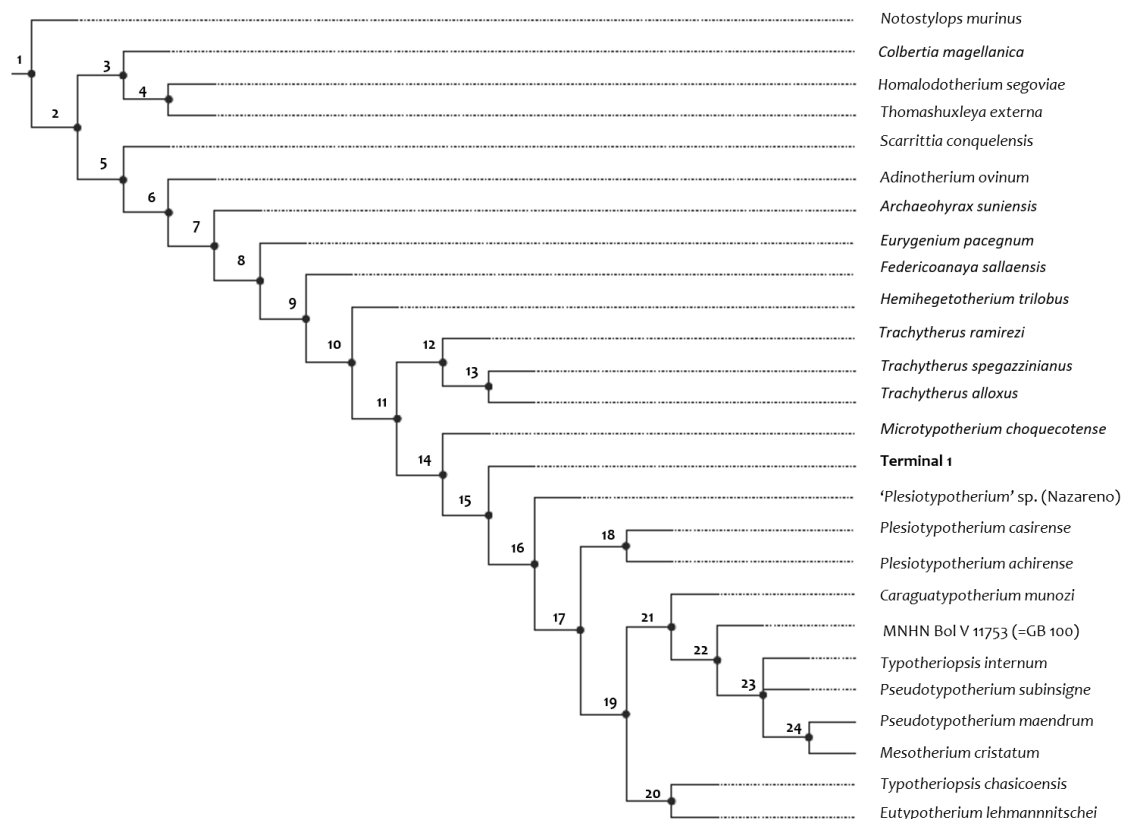


Figura X. 3. Árbol filogenético de consenso estricto del orden Notoungulata mostrando las relaciones filogenéticas de la familia Mesotheriidae en base al análisis de dos árboles (análisis B) de 862 pasos y considerando todos los caracteres craneales, dentarios y poscraneales. Análisis efectuado con TNT y con PAUP (ACCTRAN) (CI: 0,454 y IR: 0,606. Se indica el número de nodos.

El análisis B, se ha realizado tanto con TNT, como con PAUP (ACCTRAN, y DELTRAN). Los resultados de TNT y PAUP (ACCTRAN) son muy similares entre sí, mientras que los resultados de PAUP (DELTRAN) son muy distintos. Puesto que hay variaciones sustanciales en los resultados de PAUP, se indica que probablemente los resultados de TNT son más potentes, en términos de búsqueda heurística. El resultado con PAUP (DELTRAN) muestra 4 árboles igualmente parsimoniosos, con 870 pasos cada uno, CI= 0,45, y RI= 060. Las diferencias fundamentales con los análisis TNT y PAUP (ACCTRAN) son: en la localización de los taxones basales del orden Notoungulata (fig. 3. Anexo V). Además, de la posición de los taxones formalmente considerados como miembros del suborden Toxodontia indica a *Adinotherium ovinum*, como un toxodonte basal, mientras que se indica una monofilia conjunta entre algunos taxones de los subordenes Toxodontia y Typotheria, entre ellos *Eurygenium pacegnum*. El taxón más basal de este clado sería *Archaeohyrax suniensis* que por lo tanto sería tal y como ha sido históricamente considerado como el grupo hermano de la familia Mesotheriidae, y no Hegetotheriidae como

indican los demás resultados. Debido a estos resultados, el análisis exhaustivo de sinapomorfías, autapomorfías así como de la topología se realiza tan solo con los resultados de TNT, y con los de PAUP (ACCTRAN) por ser muy semejantes entre sí.

El resultado obtenido usando el programa TNT corresponde a dos árboles igualmente parsimoniosos de 862 pasos cada uno. El árbol de consenso tiene un índice de consistencia de 0,454 y un índice de retención de 0,606 por un total de 862 pasos. El resultado del análisis usando PAUP muestra tan solo un árbol que tiene un índice de consistencia de 0,5238 y un índice de retención de 0,5982 por un total de 1001 pasos (figs. X. 3, 4). Los resultados del índice de Bremer y de los soportes de Jackknife y de Bootstrap se muestran en figuras 4 y 5 del anexo V.

Las topologías de los árboles son exactamente las mismas que las obtenidas en el análisis A. Existe variaciones en las sinapomorfías que definen algunos nodos, mientras que otros se mantienen iguales. Los nodos que se mantienen invariables son los 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11 y 13. También se observan diferencias en las autapomorfías que definen los taxones terminales; en el caso de otros taxones se mantienen las mismas autapomorfías que en análisis A. Hay pequeñas variaciones en el índice de retención de las autapomorfías de los taxones terminales y de las sinapomorfías de los nodos respecto a los resultados del análisis A (ver tabla 5 del anexo V).

El análisis B difiere en el análisis A, en algunas sinapomorfía o autapomorfías que dejan de estar presentes, por lo tanto se indican qué caracteres y qué pasos de carácter están ausentes pero no de sus los índices de retención (IR), puesto que estos resultados son exclusivos del análisis A. Los resultados del análisis B, tanto con TNTN como con PAUP, se muestran en la tabla 5, anexo V.

Respecto a los taxones más basales del estudio, *C. magellanica* y *T. externa* mantienen las mismas autapomorfías. El taxón *H. segoviae* mantiene las veintisiete de las veintiocho autapomorfías respecto al análisis A, tan solo varía en la ausencia de la autapomorfía: la imbricación molar está presente en los M1-M2 o en los M2-M3 ($140^{0 \rightarrow 1}$). Igualmente, *Adinotherium ovinum* mantiene las mismas treinta autapomorfías. En el caso de *A. suniensis*, el resultado es de catorce autapomorfías comunes, idénticas al resultado del análisis A. El taxón *He. trilobus* mantiene veinticuatro autapomorfías comunes respecto a las veinticinco del análisis A, no aparece únicamente: el ratio MDL del P4 / MDL del M1 es mayor o igual al rango 0,75-1 ($134^{0 \rightarrow 1}$). El nodo 12 que identifica a la subfamilia Trachytheriinae, varía respecto del análisis A, en la ausencia de dos sinapomorfías: la fosa suborbitaria en la plataforma infraorbital está restringida rostralmente ($5^{1 \rightarrow 0}$); y el pliegue lingual del talónido es normalmente ausente en el m2 ($212^{1 \rightarrow 3}$). Los taxones *Tr. ramirezi*, *Tr. spegazzinianus* y *Tr. alloxus* se identifican con las mismas autapomorfías que en el análisis A. El nodo 14 que identifica a la subfamilia Mesotheriinae, se identifica con catorce sinapomorfías, dos menos que en el análisis A: el ratio de la longitud del paladar desde el borde distal del M3 hasta el borde rostral del maxilar / la

longitud del premaxilar es menor a 3,2 ($16^{0\rightarrow 1}$) y los bordes ventral y dorsal del cuerpo mandibular son convergentes rostralmente ($180^{0\rightarrow 1}$).

El nodo 15 identifica la separación del “Terminal 1” que identifica la sinonimia propuesta para las especies *A. paucidens*, *A. chucalense* y *Eo. chico*, y el resto de especies más derivadas. El nodo 15 se identifica por 4 sinapomorfías: el proceso palatino doble y delgado sobre el foramen incisivo está ausente ($45^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,8); el borde distal del I1 es curvo ($79^{1\rightarrow 0}$; IR=0,667); la fosa suborbitaria en la plataforma infraorbitaria ocupa la práctica totalidad ($11^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5); el borde distal de la plataforma, caudal a la fosa suborbitaria en el caso de tenerla, es plano o cóncavo ($8^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,4).

Las leyes de nomenclatura no indican ninguna preferencia nomenclatural en cuanto al orden de descripción de las especies en un mismo manuscrito, por lo que queda a juicio del investigador o revisor elegir el nombre más adecuado para la sinonimia propuesta. En este caso se considera que el nombre más adecuado para esta sinonimia sería *Altitypotheirum chucalense*. La sinonimia propuesta y analizada en conjunto como “Terminal 1” se identifica por seis autapomorfías: la distribución del esmalte en el I1 se encuentra en todo el perímetro ($83^{2\rightarrow 0}$; IR= 0,895); la proyección rostroventral de la bula timpánica está presente ($41^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,667); el ratio MDL / BLW del m1 es normalmente mayor o igual a 1,6, o siempre mayor a 1,6 ($227^{0\rightarrow 23}$; IR= 0,577); el ratio MDL / BLW del P3 es siempre más ancho que largo ($105^{3\rightarrow 1}$; IR= 0,5); el diastema I1-I1 está ausente ($65^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4) y la cresta ósea que separa la línea media del foramen incisivo está presente ($48^{0\rightarrow 1}$; IR= 0).

Las autapomorfías indicadas para el taxón *M. choquecotense* cambia sustancialmente respecto a las del análisis A; este taxón se identifica por ocho autapomorfías comunes: el ratio MDL / BLW del m2 es siempre menor o igual a 3 ($228^{3\rightarrow 0}$; IR= 0,6); la globosidad ventral de la bula timpánica está presente ($37^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,6); el pliegue lingual del talónido del m2 esta normalmente ausente ($212^{1\rightarrow 3}$; IR= 0,6); el borde laterocaudal de la porción escamosa del temporal está ausente ($63^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4); la fosa suborbitaria está restringida rostralmente en la plataforma suborbitaria ($5^{2\rightarrow 1}$; IR= 0,3); el surco distal al paracono del P3 se encuentra normalmente presente ($109^{0\rightarrow 3}$; IR= 0,3).

El **nodo 16**, que identifica la separación del taxón *Plesiotypotherium* sp., procedente de Nazareno con los mesoterinos más derivados, se identifica por dos sinapomorfías: el ratio MDL / BLW del M1 se encuentra entre 1,4 y 1,75 ($136^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,899) y la depresión cóncava en el borde lateroventral del premaxilar está presente en el diastema I1-P4 ($54^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,75). El taxón ‘*Plesiotypotherium*’ sp. de Nazareno se identifica en el análisis B con 3 autapomorfías, dos comunes con el análisis A y una nueva: imbricación del M1-M2 es menor o igual a 1,2 ($153^{1\rightarrow 0}$; IR= 0). Además se elimina: el ratio de MDL / BLW del m1 es normalmente mayor o igual a 1,6 o siempre mayor a 1,6 ($227^{0\rightarrow 23}$). Las autapomorfías comunes a los dos análisis son: el ratio MDL / BLW del m2 es normalmente 1,6 ($228^{3\rightarrow 2}$; IR= 0,7); el borde caudal del olecranon está en el mismo eje que el borde craneal ($255^{2\rightarrow 1}$; IR= 0,6) y la imbricación M1-M2 es menor o igual a 1,2 ($153^{1\rightarrow 0}$; IR= 0).

El **nodo 17** separa el nodo 18, que corresponde a la monofilia de *Plesiotypotherium achirense* y *Pl. casirense* de los mesoterinos más derivados identificados a partir del nodo 19. El nodo 17 se identifica por tres sinapomorfías: el surco lingual del I1 está presente ($80^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); el I1 es de forma oval ($77^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,833) y el ratio MDL / BLW del m3 es siempre mayor a 3 ($229^{0\rightarrow 3}$; IR= 0,7). El **nodo 18** se sostiene por cinco sinapomorfías comunes: la epífisis distal del Mc I es delgada y presenta prácticamente la misma anchura que la diáfisis ($266^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); el pliegue lingual del talónido está normalmente presente ($216^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,75); el borde laterocaudal de la porción escamosa del temporal (con independencia de las crestas nucas) es plano ($63^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,6); la textura de la cara labial del i1 es estriada ($192^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,5) y la disposición del esmalte en el i2 se encuentra en las caras labial y lingual sin conexión entre sí ($194^{2\rightarrow 3}$; IR= 0,417).

El taxón *Pl. achirense* se identifica por tener diez autapomorfías, en comparación con el análisis A, se añade la autapomorfía siguiente: la proyección rostroventral de la bulla timpánica está proyectada rostralmente sin sobrepasar el borde ventral ($42^{1\rightarrow 0}$; IR=0,8) y deja de definirse por el pliegue de esmalte o surco lingual del p4 que forma una concavidad ($201^{12\rightarrow 0}$; La otra especie del género, *Pl. casirense*, se identifica por tener nueve autapomorfías. Se añaden dos nuevas en comparación con el análisis anterior: el borde distal de la plataforma infraorbitaria es convexo dorsalmente ($8^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4) y la globosidad lateral de la bulla timpánica está presente ($39^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,25).

El **nodo 19** identifica la separación del nodo 20, que indica la monofilia de *Eutypotherium lehmannitschei* y *Typotheriopsis chasicoensis*, con las demás especies más derivadas. El nodo 19 muestra tres sinapomorfías comunes: el borde ventrodistal de la sínfisis mandibular tiene una concavidad marcada en la línea media ventral ($183^{0\rightarrow 2}$; IR= 1); la eminencia capitular de la cabeza radial está presente ($260^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,75); y el ratio MDL / BLW normalmente es mayor a 1,6 ($227^{0\rightarrow 3}$; IR= 0,577). El **nodo 20** se identifica por cuatro sinapomorfías comunes: el ratio MDL / BLW del p4 es normalmente mayor a 1,5 ($197^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,412); la globosidad lateral de la bula timpánica es mínima o ausente (plana) ($40^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,33); el grado de desarrollo de la proyección rostroventral está proyectada rostralmente y no llega a a sobrepasar el borde ventral de la bulla timpánica ($42^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,33); y la globosidad lateral de la bulla timpánica está ausente ($39^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,25). El taxón *Eu. lehmannitschei* se identifica en este análisis por tener once autapomorfías tres de ellas que se mantienen del análisis A. Las once sinapomorfías son: la distribución del esmalte en el p4 está ausente exclusivamente en la cara distal del talónido ($202^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,75); el cemento está presente en el p4 ($203^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,667); la forma en sección del i1 es trapezoidal ($188^{3\rightarrow 2}$; IR= 0,545); el pliegue lingual en el talónido del m2 está siempre ausente ($212^{2\rightarrow 3}$; IR= 0,5); el borde distal de la plataforma infraorbitaria es convexa dorsalmente ($8^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4); los bordes laterales de la depresión del foramen incisivo son paralelos o pseudoparalelos ($51^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,25); la forma del foramen incisivo es simétrico rostral y distalmente ($50^{1\rightarrow 0}$; IR= 0); el parastilo y el surco del parastilo del P3 estés

normalmente ausentes ($107^{0\rightarrow 2}$; IR= 0); el parastilo, el surco y el pliegue del paracono del P4 están normalmente presentes ($126^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); la imbricación de los M1-M2 es menor o igual a 1,2 ($153^{1\rightarrow 0}$; IR= 0); y el pliegue lingual del talónido esta normalmente presente ($211^{0\rightarrow 1}$; IR= 0). El taxón *Typotheriopsis chasicoensis* se identificaba en el análisis A con seis autapomorfías, mientras que en este análisis tiene únicamente tres, todas presentes en el análisis A: el ratio MDL / BLW del P3 es normalmente más largo que ancho ($105^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,5); el borde mesial del I1 es cóncavo distalmente ($78^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,5); el ratio MDL / BLW del p4 es siempre mayor o igual a 1,5 ($197^{1\rightarrow 3}$; IR= 0,412); y el DP4 es trilobulado y pasa a ser bilobulado con el desgaste ($121^{1\rightarrow 0}$; IR= 0).

El **nodo 21** se identifica por tener cinco sinapomorfías: la cresta dorsal del i2-p4 está presente ($175^{0\rightarrow 1}$; IR= 1); la depresión cóncava en el borde lateroventral del premaxilar está ausente en el diastema I1-P4 ($54^{1\rightarrow 0}$; IR= 0,75); el pliegue lingual de esmalte en el P4 está presente ($130^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,75); la forma en sección del P4 es sub cuadrangular ($125^{1\rightarrow 2}$; IR= 0,556) y el ratio MDL del m3 / MDL del talónido del m3 es mayor o igual a 1,4 ($230^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,33).

El taxón *C. munozi* se identifica con nueve autapomorfías, las mismas que en el análisis A. El **nodo 22** se identifica por tener tres sinapomorfías: el surco lingual del i1 está presente ($190^{0\rightarrow 1}$; IR= 0,4); el surco distal al paracono esta normalmente ausente en el P3 ($109^{0\rightarrow 1}$; IR= 0); y los bordes mesial y distal de la crista2-crochet, formando un marcado lóbulo medial respecto a la línea lingual entre el paralofo y el metalofo de los M1-M2, se sitúa en la misma línea lingual que el borde lingual de los paralofo y metalofo ($149^{0\rightarrow 1}$; IR= 0).

El fósil **MNHN Bol V 11753 (GB=100)** se identifica con ocho sinapomorfías, las mismas que en el análisis A.

El **nodo 23** en el árbol de consenso identifica la separación mediante una politomía entre '*Typotheriopsis*' *internum* por un lado, *Pseudotypotherium subinsigne* por otro y finalmente con el nodo 24. La separación de estos taxones está presente en las historias filogenéticas igualmente parsimoniosas según de los árboles 1, y el árbol 2 analizados en TNT, y PAUP, estos árboles muestran un nodo más que en el árbol de consenso del análisis B, la politomía queda resuelta (ver fig. X.4). En el caso del árbol 1 de TNT, el resultado es el mismo que el único árbol obtenido con PAUP en el cual '*Typotherium*' *internum* es la especie más basal. En el árbol 2 estimado tan solo por TNT, *Ps. subinsigne* sería la especie más basal. En ambos arboles el ultimo nodo (25) identifica a las especies más derivadas de la familia y más concretamente de la subfamilia Mesotheriinae.

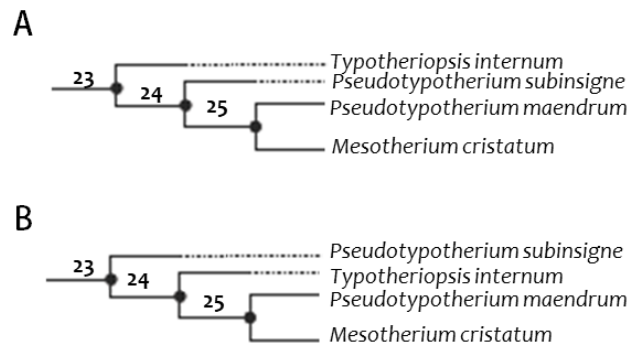


Figura X. 4. Diferencias filogenéticas de los árboles igualmente parsimoniosos resultantes usando TNT y PAUP, a partir del nodo 26. **A.** muestra el árbol 1 resultante tanto en TNT como en PAUP; **B.** Muestra el árbol 2 resultante tan solo en TNT.

El taxón '*Typotheriopsis*' *internum* se identifica por un total de siete autapomorfías, en el árbol de consenso usando TNT, se añade una autapomorfia: el P4 presenta un pliegue lingual de esmalte ($130^0 \rightarrow 1$; IR= 0,75).

El taxón *Ps. subinsigne* se identifica por dos autapomorfías: la forma en sección del i1 es trapezoidal ($188^3 \rightarrow 2$; IR= 0,545) y el ancho bucolingual del i1 es mayor en la parte mesial del diente ($189^1 \rightarrow 2$; IR= 0,3).

El **nodo 24** en el árbol de consenso identifica la separación de las dos especies más derivadas de la familia Mesotheriidae, y concretamente de la familia Mesotheriinae, que son *Ps. maendrum* y *Me. cristatum*. El taxón *Ps. maendrum* se define por una autapomorfia: el DP4 presenta una trilobulación lingualmente que pasa a ser bilobulado con el desgaste ($121^0 \rightarrow 1$; IR= 0).

El taxón ***Me. cristatum*** ve reducidas considerablemente las autapomorfías respecto al análisis A, en este caso tiene veintiocho autapomorfías (ver fig. X. 5).

Los resultados entre las opciones de TNT, y PAUP (ACCTRAN y DELTRAN) muestran que TNT es más estable en términos de búsqueda heurística, lo cual se comprueba comparando los resultados de PAUP mediante ACCTRAN y DELTRAN.

c. Análisis C

El resultado del primer **análisis C1**, muestra 2 árboles más parsimoniosos mediante el programa TNT. El árbol de consenso indica un total de 741 pasos, un índice de consistencia de 0,428 y un índice de retención de 0,604.

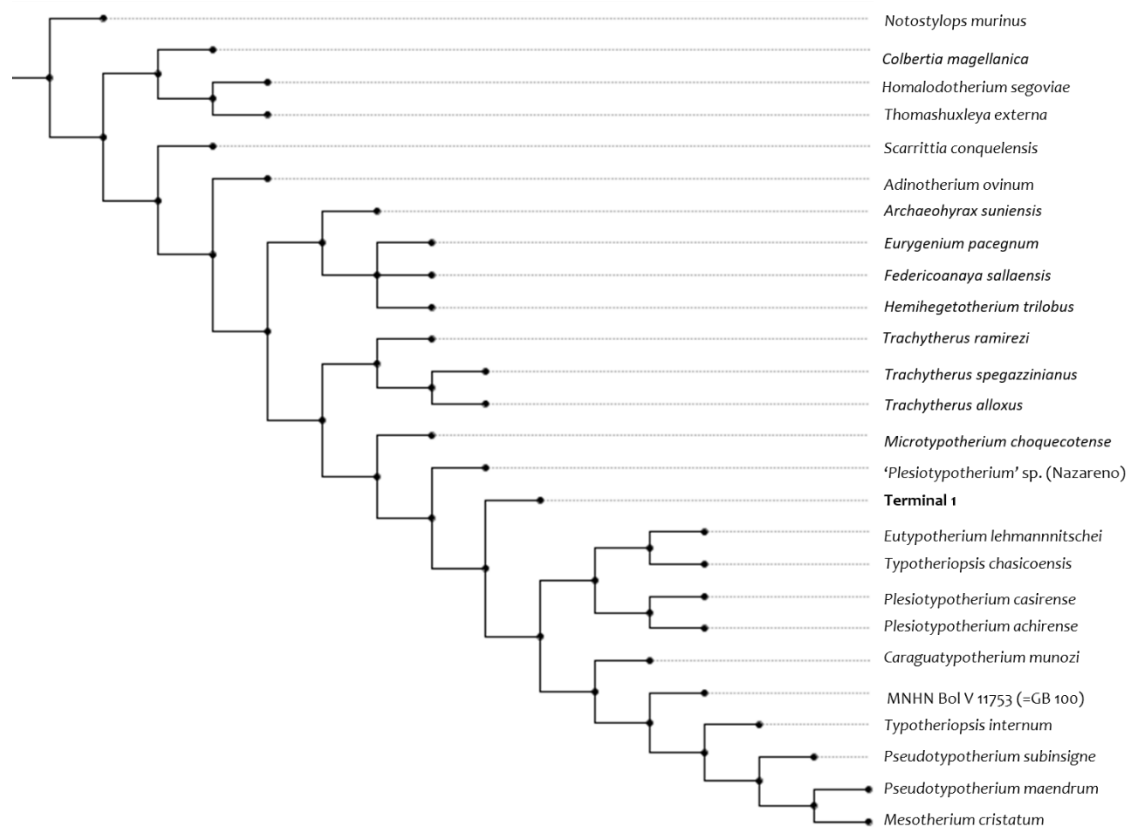


Figura X. 5. Árbol de consenso estricto del orden Notoungulata mostrando las relaciones filogenéticas de la familia Mesotheriidae en base al análisis de dos árboles (análisis C1) de 741 pasos, y considerando todos los caracteres craneales, mandibulares y dentarios (CI: 0,428; IR: 0,604).

El resultado del **análisis C2** (caracteres cráneomandibulares), muestra 38 árboles más parsimoniosos mediante TNT. El árbol de consenso indica un total de 236 pasos, un índice de consistencia de 0,466 y un índice de retención de 0,637.

**CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

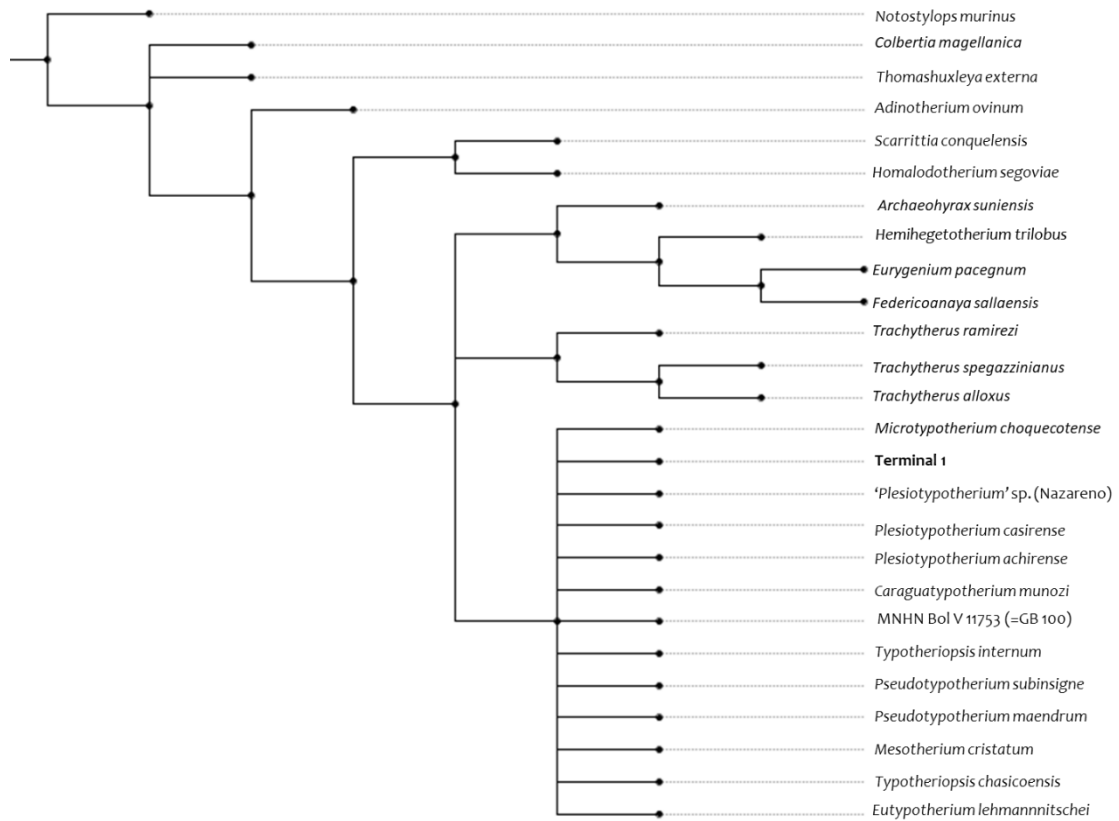


Figura X. 6. Árbol de consenso estricto del orden Notoungulata mostrando las relaciones filogenéticas de la familia Mesotheriidae en base al análisis de dos árboles (análisis C2) de 236 pasos y considerando todos los caracteres cráneomandibulares (CI: 0,466; IR: 0,637).

El resultado del **análisis C3** (caracteres dentarios), muestra 24 árboles más parsimoniosos mediante TNT; el árbol de consenso y estos 24 árboles indican un total de 476 pasos, un índice de consistencia de 0,439 y un índice de retención de 0,632.

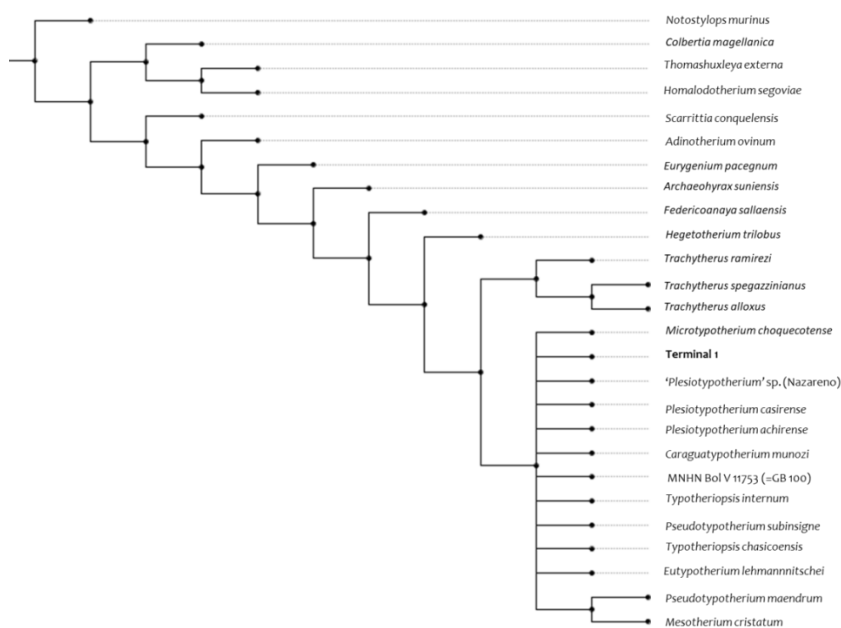


Figura X. 7. Árbol de consenso estricto del orden Notoungulata mostrando las relaciones filogenéticas de la familia Mesotheriidae en base al análisis de dos árboles (análisis C3) de 476 pasos y considerando todos los caracteres dentarios (CI: 0,439; IR: 0,632).

E. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

a. Análisis A (caracteres craneales mandibulares, dentarios y poscraneales).

i. En el presente estudio filogenético del orden Notoungulata no se comprueba la monofilia los subórdenes Toxodontia y Typotheria, lo que puede ser debido a la selección taxonómica y en especial a la de los toxodontes.

ii. La posición de *C. magellanica* dentro de los Typotheria difiere de la del estudio de Billet (2011) en el que se consideraba como un miembro basal del suborden Typotheria en el cual se considera la familia Oldfieldthomasiidae que es la familia a la que pertenece este taxón. Este hecho es el que en parte modifica la monofilia de Typotheria.

iii. Es sorprendente la posición filogenética que ocupa *A. suniensis* en la filogenia que se encuentra entre clados que formalmente han sido considerados como miembros del orden Toxodontia. Además, la posición filogenética difiere de la que ha sido históricamente considerada, siendo el grupo hermano de la familia Mesotheriidae, y en este sentido también rompe con la monofilia considerada de los tipoterios rodentiformes (Mesotheriidae, Archaeohyracidae y Hegetotheriidae; Reguero y Castro, 2004; Reguero y Prevosti, 2010; Reguero *et al.*, 2010). Según

estos resultados las familias Mesotheriidae y Hegetotheriidae tendrían que ser consideradas como monofiléticas y ser las únicas consideradas como los tipoterios rodentiformes.

iv. La familia Intertheriidae, tal y como se considera en el análisis de Billet (2011), tiene una posición basal dentro de los Typotheria que incluyen las familias Intertheriidae, Hegetotheriidae y Mesotheriidae —además de Archaeohyracidae (pero no en este análisis)—. Además, los Intertheriidae están considerados como grupo hermano de los Hegetotheriidae (Billet, 2011).

v. La posición filogenética de la familia Hegetotheriidae según estos resultados, fuertemente apoyada por los valores altos de los índices de Bremer, sugiere que es el grupo hermano de la familia Mesotheriidae y no de los Archaeohyracidae como ha sido considerado hasta ahora por la mayoría de los autores (Cerdeño y Montalvo, 2001; Croft *et al.*, 2004; Reguero y Castro, 2004; Flynn *et al.*, 2005; Billet, 2011).

vi. Los resultados obtenidos sobre la subfamilia Trachytheriinae son equiparables a los de Shockey *et al.* (2016), en los que *Trachytherus ramirezi* sería la especie más basal de la subfamilia y *Tr. alloxus* y *Tr. spegazzinianus* serían las especies más derivadas.

vii. En cuanto a los taxones más basales de la subfamilia Mesotheriinae, las relaciones son complejas y en ningún caso se resuelven las posibles monofilias a nivel genérico de muchos de los géneros considerados. Pero sí de la del género *Plesiotypotherium* (*Pl. achirense* y *Pl. casirense*; Cerdeño *et al.*, 2012), no tendría que incluir la especie '*Pl. minus*' ya que como propusieron Townsend y Croft (2010) que podría corresponder a otro género.

viii. La posición filogenética de la especie '*Typotheriopsis internum*', indicaría su proximidad con los géneros derivados *Pseudotypotherium* y *Mesotherium*.

b. Análisis B (caracteres craneales, mandibulares, dentarios y poscraneales; sinonimia de las especies *Altiypotherium paucidens*, *Al. chucalense* y *Eo. chico* indicada como taxón Terminal 1; y eliminación de los taxones '*Pl. minus*' y *Ps. insigne* por ser formalmente considerados tan solo por restos escasos y dentarios).

i. Existe un linaje fantasma de la subfamilia Mesotheriinae posiblemente localizado entre el Oligoceno superior o Mioceno temprano.

ii. Los resultados obtenidos en relación con los nodos y grupos más basales, son exactamente los mismos que para el análisis A. Este análisis B sustenta mejor los nodos que definen las relaciones entre los taxones más basales de la subfamilia Mesotheriinae (nodos 14 y 15). Aunque se muestra que existe diferencias entre las otras especies basales como por ejemplo *Microtypotherium choquecotense* y '*Pl.* sp. de Nazareno, tan poco parecen ser concluyentes a la hora de que sean consideradas especies distintas. Por lo tanto, se podría incluso pensar se podría considerar la posibilidad de poner en sinonimia todas estas especies (*Mi. choquecotense*, '*Pl.* sp. de Nazareno, *A. paucidens*, *A. chucalensis* y *Eo. chico*) y en la que prevalecería el nombre tipo de *M. choquecotense*. Lo cual ha de ser comprobado con la búsqueda de más fósiles en estos mismos yacimientos.

iii. Este análisis filogenético propone la monofilia de los taxones *Eutypotherium lebmannischei* y *Typotheriopsis chasicoensis*, pero no su sinonimia a nivel específico por el gran número de autapomorfías encontradas entre ambos taxones. Prevalecería el nombre genérico de *Eutypotherium* sobre el de *Typotheriopsis*.

iv. En relación con '*Typotheriopsis internum*', se propone un cambio a nivel genérico. La posición más conservadora sería considerarlo dentro del género *Pseudotypotherium*. En este caso habría que añadir a la descripción genérica la posible ausencia pliegue lingual de esmalte en el P4 (carácter considerado propio de los géneros *Pseudotypotherium* y *Mesotherium* (ver consideraciones para *Caraguatypotherium* en el capítulo VI). Otra opción sería de crear un nuevo género para la especie "*internum*" que, como en otras especies más basales, no tiene un P4 bilobulado (a la excepción de *Caraguatypotherium*).

v. En el caso de las especies más derivadas a dentro del género *Pseudotypotherium*, los nodos que determinan las diferencias y las autapomorfías de ambas especies parecen no estar bien sustentadas, lo cual puede estar relacionado con la amplias variaciones morfológicas y ontogenéticas que presentan, especialmente en la especie muy bien conocida *Ps. maendrum*. *Mesotherium cristatum* presenta una gran cantidad de autapomorfías propias, que tampoco sustentan su monofilia en el presente análisis. Lógicamente, se podría considerar que faltaría codificar más ampliamente las especies próximas, especialmente en el caso del género *Pseudotypotherium*.

c. Análisis C

En este apartado, se analizaron únicamente las topologías resultantes, por lo que no se incluyen los números de los nodos ya que no se explican en detalle. De manera general, se observaron resultados muy similares a los análisis anteriores. En el caso de los notoungulados más basales (*Notostylops murinus*, *Colbertia magellanica*, *Homalodotherium segoviae*, *Thomasbuxleya externa* y *Scarrittia canquelensis*), los resultados son idénticos a los obtenidos en los análisis A, B, C1 y C3. En realidad hay únicamente diferencias en el análisis C2 (caracteres cráneo mandibulares), lo que indicaría la importancia de los caracteres dentarios a la hora de evaluar las diferencias entre notoungulados basales, tal y como muestra el análisis C3 (análisis basado exclusivamente en caracteres dentarios). El análisis C2 realizado con los caracteres cráneomandibulares, tan solo permite diferenciar ambas subfamilias, así como las relaciones de los taxones de la subfamilia Trachytheriinae pero en absoluto las relaciones de los taxones de la subfamilia Mesotheriinae (fig. X.6).

Los resultados de los análisis C1 y C2 indicarían que sería posible considerar la familia Archaeohyracidae como grupo hermano de la familia Mesotheriidae (pero no así los resultados del

análisis C3 basado en caracteres dentarios) y coinciden con los resultados de los análisis A y B en los cuales Mesotheriidae y Hegetotheriidae serían grupos hermanos.

Los análisis C1 y C2 indican que el taxón *Eu. pacegnium* debe ser considerado como un tipoterio en lugar de un toxodonte; en el caso del análisis C3, este taxón aparece más derivado que *Adinotherium ovinum* desde el punto de vista de la morfología dentaria. En cualquier caso *Adinotherium ovinum* debe ser considerado como un toxodóntido basal.

En resumen:

- i. *Colbertia magellanica* debería ser considerada como un toxodonte basal en lugar de un tipoterio basal.
- ii. La posición filogenética de *Eurygenium pacegnium* (taxón cuyos caracteres están ampliamente codificados), podría ser considerado como un tipoterio y no un toxodonte. Si bien sería necesario un análisis más exhaustivo (en el cual incorporar más taxones de cada familia de toxodontes y tipoterios) para confirmar esas hipótesis. En el caso de *Archaeohyrax sumiense*, el único arqueohirácido incluido en el análisis, ocurre algo similar. Efectivamente, por un lado los resultados apuntan a un cambio de posición filogenética en la cual dejaría ser grupo hermano de la familia Mesotheriidae. Además, su posición filogenética varía lo suficiente para que no sea próxima a los otros tipoterios rodentiformes (Mesotheriidae, Hegetotheriidae y Archaeohyracidae). En este caso, el interatérido *Federicoanaya sallaensis* se encuentra localizado más próximo a los Hegetotheriidae.
- iii. El grupo de los tipoterios rodentiformes comprendería exclusivamente las familias Mesotheriidae y Hegetotheriidae y no los Archaeohyracidae.
- iv. Los caracteres poscraneales son muy poco determinantes en este estudio a la hora de resolver las topologías filogenéticas dentro del orden Notoungulata, lo cual puede ser derivado de la poca representatividad o sesgo filogenético a la hora de escoger los grupos externos aunque no parezca ser el caso.
- v. Los caracteres dentarios parecen ser determinantes a la hora de resolver las relaciones entre las distintas familias del orden Notoungulata; sin embargo, los análisis basados exclusivamente en caracteres cráneo-mandibulares son los menos resolutivos.
- vi. En el caso de la subfamilia Mesotheriinae, los caracteres cráneo-mandibulares son muy pocos informativos mientras que los caracteres dentarios solo indican diferencias entre las especies más derivadas.

CAPÍTULO XI

Conclusiones

Uno de los objetivos generales de esta tesis tal y como fue definido en el capítulo II es conocer más sobre la paleobiología de la familia Mesotheriidae. Por lo tanto, durante el desarrollo de esta tesis, esta problemática se ha tratado desde varios puntos de vista: (i) estudio de la variabilidad inter e intraespecífica, (ii) estudio anatómico morfofuncional, (iii) morfología de la cavidad endocraneana, (iv) coeficientes de encefalización, (v) variación morfológica dentaria, craneal, mandibular y poscraneal y (iv) paleobiogeografía. El objetivo principal ha sido integrar los distintos resultados entre sí y constituir un amplio contexto paleobiológico para la familia Mesotheriidae y para las subfamilias Trachytheriinae y Mesotheriinae.

A. El análisis **sistemático** y los **análisis filogenéticos** de la familia Mesotheriidae permite concluir los siguientes aspectos:

a. La familia Archaeohyracidae considerada históricamente como el grupo hermano de la familia Mesotheriidae no debe de ser considerado como tal y el grupo hermano pasaría a ser la familia Hegetotheriidae.

b. La agrupación filogenética históricamente considerada como tipoterios rodentiformes debe de ser modificada incluyendo exclusivamente a las familias Hegetotheriidae y Mesotheriidae y, por lo tanto, se excluiría de este grupo a la familia Archaeohyracidae.

c. Existe una sobreestimación o sobrerrepresentación de las especies de mesoterinos históricamente consideradas especialmente en el yacimiento de Monte Hermoso, Argentina. La gran muestra de fósiles analizados procedentes de este yacimiento permite concluir por sus características morfológicas que tan solo existirían dos especies en este yacimiento, la más común sería *Ps. maendrum* —no exclusiva en este yacimiento—, mientras que de *Ps. insigne* tan solo se conoce por su holotipo.

d. Hay una gran similitud existente entre las especies consideradas basales en la subfamilia Mesotheriinae, por lo que se podría pensar en que existe una sinonimia entre las especies *Altitypotherium paucidens*, *Altitypotherium chucalense*, *Eotypotherium chico*, y *Rusconitherium mendocense*.

e. A pesar de que la filogenia no mantiene la monofilia exclusiva del taxón *Me. cristatum*, debido a sus características morfológicas diferenciales debe de ser considerado como un género distinto y diferenciable del género *Pseudotypotherium*.

B. Los análisis de la **dentición** de los distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae indican:

a. La morfología y el tamaño de los I1 de los mesoterinos son buenos indicadores de las diferencias entre los distintos mesoterinos entre sí, especialmente a nivel genérico. El resumen de las distintas morfologías de los I1 es:

- i. I1 ovalados sin pliegue en cara lingual en los taxones: *Altitypotherium*, *Microtypotherium*.
- ii. Forma arriñonada con pliegue lingual en *Plesiotypotherium*, *Typotheriopsis*, y *Eutypotherium* (esmalte liso), *Pseudotypotherium* (esmalte liso o estriado).
- iii. Forma pseudooval con borde distal agudo y con pliegue lingual en *Caragatypotherium*, *Trachyterus* (el esmalte en la cara lingual y los pliegues linguales desaparecen con el desgaste).
- iv. Forma pseudooval muy alargada mesiodistalmente con pliegue lingual también alargado y con esmalte estriado en *Mesotherium*.

b. Los molares superiores de los distintos mesoterinos son muy variables en cuanto al tamaño y las mayores diferencias se encuentran en el nivel de exposición lingual de la crista2-crochet de los molares, especialmente de los M1-M2, y en la concavidad del entolofo. Estas características son:

- i. En *Altitypotherium* y *Microtypotherium* la crista2-crochet tiene bordes mesial y distal convergentes lingualmente, el borde lingual de la crista2-crochet es el borde lingual establecido por metalofo y protofofo. El entolofo siempre es cóncavo.
- ii. En *Plesiotypotherium*, *Caragatypotherium*, *Typotheriopsis* y *Eutypotherium* la crista2-crochet tiene bordes mesial y distal paralelos o convergentes, el borde lingual de la crista2-crochet es el borde lingual establecido por metalofo y protofofo. El entolofo siempre es cóncavo.
- iii. En *Pseudotypotherium* la crista2-crochet tiene bordes mesial y distal paralelos o divergentes, con el borde lingual de la crista2-crochet está más desplazado lingualmente que el establecido por metalofo y protofofo, o a la misma altura. El entolofo es cóncavo o recto.
- iv. En *Mesotherium* la crista2-crochet tiene bordes mesial y distal siempre divergentes lingualmente, con borde lingual de la crista2-crochet más desplazado lingualmente que el establecido por metalofo y protofofo. El entolofo del M1 y del M2 puede ser cóncavo, recto o convexo, y el del M3 solo recto o cóncavo.

c. Los análisis comparativos (cualitativos y cuantitativos) de la dentición inferior indican, por un lado, una gran diferencia morfológica entre sí, y por otro, grandes variaciones de tamaño, pero poca resolución a la hora de discernir entre los distintos taxones. El i1 es la mejor

pieza dentaria para discernir entre taxones según su forma, pero no según su tamaño. Las variaciones de forma del i1 son:

- i. En *Altitypotherium* y *Eutytotherium* forma pseudotrapezoidal (primeramente, fuertemente elongada mesiodistalmente).
- ii. En *Plesiotypotherium minus* tiene forma oval.
- iii. En *Typotheriopsis* tiene forma pseudotriangular.
- iv. En *Plesiotypotherium* y *Pseudotypotherium* tiene forma pseudotriangular y normalmente presencia de pliegue lingual en *Pseudotypotherium*. En la mayoría de especímenes de *Pseudotypotherium* hay concavidad en la cara distal en donde encaja el i2. El esmalte es liso en *Plesiotypotherium* mientras que en *Pseudotypotherium* puede ser también estriado.
- v. En *Mesotherium* es fuertemente alargado mesiodistalmente, con esmalte estriado en la cara labial, y sin concavidad distal para el i2.

d. Se han observado una serie de heterocronías dentarias entre distintos taxones de la familia Mesotheriidae:

- i. Pedomorfosis:
 - a) Trilobulación lingual de los molares superiores en la subfamilia Mesotheriinae.
 - b) La presencia del DP2 se mantiene por más tiempo en los géneros *Pseudotypotherium* y *Mesotherium* que en otros taxones basales como *Microtypotherium choquecotense*.
 - c) El P4 es bilobulado en algunos taxones de las especies *Plesiotypotherium achirensis* y *Eutytotherium lehmannitschei* y es siempre bilobulado en *Pseudotypotherium* y *Mesotherium*.
 - d) Parece que la serie molar superior erupciona antes en los taxones de los géneros *Pseudotypotherium* y *Mesotherium*, que en taxones más basales.

C. La variación **craneal** y **mandibular** ha sido evaluada exclusivamente desde el punto de vista morfológico, la cual ha permitido obtener las siguientes conclusiones:

- a. Las mayores diferencias craneales se encuentran fundamentalmente en: (i) algunas de las regiones rostrales, como la zona de implantación de los I1 (el ratio entre la anchura lateromedial y la longitud rostrodistal de ambos I1); (ii) en la región ventral del premaxilar (la forma del foramen incisivo, el proceso palatino, la depresión dorsal, la anchura del foramen incisivo, la

divergencia de bordes laterales); (iii) la cara lateral y ventral del basicráneo (la globosidad lateral y ventral de la bula timpánica); y (iv) la región orbital (la magnitud de la fosa infraorbitaria y la forma de la plataforma infraorbitaria).

b. Las mandíbulas son altamente constantes en su morfología a nivel de familia, si bien se han observado diferencias entre ambas familias como por ejemplo que el proceso coronóide de los traquiterinos está más proyectado dorsalmente. Además, se observan diferencias en la forma del borde distal de la rama mandibular en los mesoterinos, que puede variar entre ser cóncavo distalmente o recto.

D. El estudio **morfofuncional del aparato masticador** de los mesoterios indica las siguientes características:

a. La presencia de incisivos masivos —superiores e inferiores— ligados a un amplio diastema se identifica como un patrón rodentiforme.

b. Respecto a las áreas de inserción de los principales músculos dedicados a la masticación, se infiere una mayor área de los músculos temporales que de los maseteros. En el caso de los mesoterios se observa una gran superficie de inserción para el complejo de músculos pterigoideos, que incluso se estima superior a la superficie de inserción del músculo mastoideo. Esta característica se relaciona con amplios movimientos musculares predominantemente laterales, probablemente ligados al procesamiento de alimento a nivel molar y premolar. Otras evidencias del movimiento marcadamente lateralizado o circular en la zona premolar o molar son la presencia prácticamente exclusiva de esmalte en la cara lingual y labial de los molares y premolares, y el fuerte escalonamiento de las piezas molares y premolares que podría limitar los movimientos con orientación rostrodistal.

E. El estudio **comparativo y morfofuncional del miembro anterior** de distintos taxones de la familia Mesotheriidae informa primeramente de lo altamente constante que es el esqueleto apendicular en la familia de forma general, cuyas características son:

a. Una buena estabilización de la articulación glenohumeral, principalmente por la fuerte configuración muscular —*m. infraspinatus*, *m. supraspinatus*, *m. subscapularis* y *m. coracobrachialis*—, pero también por la existencia de un marcado componente óseo compuesto por: (i) un gran trocánter proyectado proximalmente, lo que además limita los movimientos de extensión; (ii) una cintura escapular completa; (iii) una espina escapular alta; (iv) un acromion alargado; y finalmente (v) una cresta deltoidea bien desarrollada.

b. La articulación entre zeugopodio y autopodio anterior, se caracteriza por un fuerte ensanchamiento distal debido a la presencia de entepicóndilo y epicóndilo lateral. Por otro lado, el labio medial de la tróclea se encuentra orientado distocranealmente. Existe también la presencia de un sesamoideo radial y un olecranon ensanchado craneocaudalmente. Contrariamente a lo que se

observa en animales fosoriales extremadamente especializados, *Plesiotypotherium achirensense* tiene ulna y radio independientes, la *fovea carpi radialis* es ancha y redondeada, además de que la tróclea ulnar es abierta y el *capitulum* del húmero es redondeado. Estas características permiten inferir marcados movimientos de pronación supinación del zeugopodio y del autopodio anterior.

c. La mano es fuerte con carpos, metacarpos y falanges robustos y con falanges ungueales ensanchadas lateromedialmente y bífidas o bifurcadas, lo cual es común entre los mesoterios comparados.

En base a estos resultados se puede definir los siguientes aspectos:

- i. Las características óseas y la estructura muscular inferida para los mesoterios permiten reconocer una facultad eminentemente excavadora, ligada al sustrato terrestre, semiterrestre o semisubterráneo. Estas características osteológicas asociadas a las características miológicas infieren mejoras en los movimientos propios del proceso excavador: (i) retracción del miembro, (ii) extensión de la articulación humeroulnar o humeroradial y (iii) flexión de la articulación ulnocarpal o radiocarpal. Además, las estructuras óseas y musculares permiten inferir movimientos supinadores y pronadores del zeugopodio y del autopodio anterior que no estarían ligados directamente con el movimiento de remoción directa del sustrato, sino con una mayor movilidad lateromedial, quizás dedicados en la extracción posterior del sedimento previamente removido, u otras facultades ligadas a estos tipos de movimientos.
- ii. De todos los taxones de mesoterios analizados se infiere que la especie derivada *Mesotherium cristatum* posee unas adaptaciones osteológicas que favorecen la actividad excavadora, como son: (i) desplazamiento caudal del borde distal de la escápula, con lo que se aumenta el momento de palanca de los principales músculos flexores de la articulación glenohumeral, principalmente de la zona de inserción del *m. teres major*; (ii) cresta deltoidea masiva localizada más distalmente y orientada laterocaudalmente, gracias a lo cual aumentan los momentos de palanca principalmente de los músculos deltoideos (*pars clavicularis*, *pars scapularis* y *pars acromialis*); (iii) la cresta supracondilar lateral se encuentra proyectada lateralmente en el húmero.

F. El estudio comparativo de la **morfología de la cavidad craneana** en distintos miembros del orden Notoungulata, por ser faunas filogenéticamente próximas a los mesoterios y en muchos casos coetáneas, permite hacer las siguientes conclusiones:

a. En algunos notoungulados, el canal orbitotemporal no corresponde siempre al marcador externo de la fisura rinal y, por lo tanto, no siempre marca el límite entre el neocórtex y el

paleocortex, tal y como se evidencia en los miembros de Toxodontia *Toxodon* sp. y *Rhynchippus equinus* y en otros grupos como el litopterno *Huayqueriana* cf. *H. cristata*, en los que se identifican distintas trayectorias entre ambas estructuras.

b. Existen diferencias en la orientación del canal orbitotemporal entre las especies de mesoterios comparadas. En *Eutypotherium lehmannitschei* y *Plesiotypotherium achirensense*, el canal orbitotemporal se orienta en el plano transversal mientras que en *Ps. maendrum* y en *M. cristatum*, se orienta dorsalmente.

c. Existen también similitudes morfológicas entre las cavidades endocraneanas entre roedores sudamericanos actuales y tipoterios rodentiformes (mesoterios y hegetotéridos), que son interpretadas como una respuesta específica a las mismas condiciones ambientales que tuvieron lugar en Sudamérica desde el Eoceno (incremento de aridez, enfriamiento y vulcanismo; Kohn *et al.*, 2015; Gomes Rodrigues *et al.*, 2017).

d. Además de los estudios morfológicos comparativos endocraneales, indicados anteriormente, se han realizado estudios endocraneales comparativos cuantitativos (coeficientes de encefalización o estimaciones de superficies endocraneanas o medidas lineales) en distintos taxones del orden Notoungulata, en las que se incluyen los mesoterios, cuyas conclusiones son:

- i. Los distintos tipos de locomoción o distintos modos de vida pueden afectar al valor de EQ en notoungulados; de hecho, los mesoterios, que presentan en sus características unas adaptaciones preferentes para un uso de sustrato predominante ligado al sustrato terrestre o semiterrestre o semiterrestre, presentan los valores más bajos de EQ.
- ii. La relativa estabilidad temporal desde el Oligoceno hasta el Plioceno en los valores del EQ de los mesoterios, que se puede identificar como una estasis, coincide con un uso del sustrato predominante en el medio terrestre o semiterrestre en el caso de la familia Mesotheriidae, lo que además se evidencia en la morfología poscraneal altamente conservativa.
- iii. Los ecosistemas expuestos a distintos grados de presiones depredadoras permiten observar diferencias en los EQ en las presas predominantes. Por lo tanto se entiende que las distintas presiones depredadoras podrían actuar como modificadores de la EQ. De hecho y en comparación con los ungulados holárticos, los notoungulados se ven expuestos a una presión depredadora más bajas (Croft, 2006). Se identifican diferencias significativas entre ambos grupos durante el Oligoceno y el Mioceno (tabla 4, anexo VIII). Además, en los notoungulados estudiados, no se observa un aumento de la complejidad neocortical en los taxones desde el Oligoceno hasta el Mioceno,

contrariamente a lo que ha sido observado en los artiodáctilos holárticos durante el Oligoceno (Orliac y Gilissen, 2012).

- iv. En relación con el tamaño de los bulbos olfatorios, se infiere una mejor olfacción en el traquiterino *T. spegazzinianus* que en el mesoterino *Pseudotypotherium maendrum*; aunque de acuerdo con el tamaño de los lóbulos piriformes y la superficie de los pedúnculos olfatorios, se infiere una mejor olfacción para los mesoterios *Pl. achirensis* del Mioceno tardío y *Ps. maendrum* del Plioceno.
- v. La distintiva morfología general de la cavidad endocraneal de *T. spegazzinianus*, como por ejemplo en la achura rostral del neocórtex, indicaría un distinto modo de vida de este taxón traquiterino, en comparación al menos con los taxones de la subfamilia Mesotheriinae analizados. En este sentido se podría pensar en que existen distintas formas de vida para ambas subfamilias, lo cual también se evidencia en las distintivas características craneales entre ambas subfamilias —dentición completa y por lo tanto ausencia de grandes diastemas, placa cigomática pequeña—.

En base a estas todas estas conclusiones de los diferentes apartados de la tesis se pueden definir los siguientes aspectos:

El esqueleto poscraneal en la familia Mesotheriidae es altamente conservativo, por el contrario, se muestran grandes diferencias craneales, mandibulares y dentarias entre ambas subfamilias. Características que se consideran primitivas dentro del orden Notoungulata en la familia Trachytheriinae: (i) ausencia de pérdida de piezas dentarias y, por lo tanto, ausencia de diastemas marcados entre piezas no consecutivas; (ii) presencia de foseta y fosétida en las piezas molares y premolares. Mientras la subfamilia Mesotheriinae presenta características derivadas dentro del orden: (i) pérdida de piezas dentarias, asociada a amplios diastemas superiores e inferiores; (ii) marcada diprotodontia; (iii) placa cigomática amplia; (iv) molares superiores con parastilo fuertemente desarrollado.

Las grandes diferencias encontradas en la forma general de la cavidad endocraneana de ambas subfamilias indicarían diferencias sustanciales en cuanto a la paleobiología, pero no se puede inferir en qué sentido son estas diferencias.

Estas diferencias entre subfamilias pueden ser interpretadas como una diferenciación paleobiológica marcada entre sí, que sería mínima en el caso del hábito locomotor. Debido a que las mayores diferencias entre ambas subfamilias se encuentran en la parte craneomandibular y dentaria, podrían estar ligadas fundamentalmente al tipo de alimentos que consumían o bien a la facultad en

el uso de sustrato que pueden realizar mediante el aparato masticatorio. En este sentido, puede ser ligado directamente a la alimentación o con independencia de la función alimentaria —ayudarse de la mordida a la hora de remover el sustrato tal y como ocurre en algunos roedores—. Las características derivadas que caracterizan, la subfamilia Mesotheriinae pueden ser consideradas como una especialización hacia un determinado uso del sustrato diferente a las características de la subfamilia Trachytheriinae que parecen ser más generalistas y que son compartidas con otras familias de notoungulados —presencia de dentición completa—.

Esta especialización de la familia Mesotheriidae puede haber surgido para ocupar un nicho ecológico disponible o en el que no había suficiente competencia o bien como respuesta a los cambios ambientales o climáticos en el ambiente en el que se desenvolvían —mayor aridez, vulcanismo, aumento de la orogenia o descenso de temperaturas—.

La **paleobiogeografía** de la familia Mesotheriidae en sus 32 Ma de historia evolutiva difiere entre ambas subfamilias. La subfamilia Trachytheriinae está extensamente distribuida desde el sur de Argentina hasta el Altiplano peruano durante el Oligoceno, para luego extinguirse prontamente. La subfamilia Mesotheriinae parece tener un origen fundamentalmente ligado a zonas altiplánicas desde el Mioceno inferior o medio y posteriormente amplían su área de distribución zonas más orientales de menor altitud y con presencia de menos accidentes geográficos.

Las **perspectivas** de trabajos en un futuro en base a las conclusiones formuladas deberían ser dedicadas, sobre todo, a las mayores diferencias encontradas entre ambas subfamilias de la familia Mesotheriidae y que, por lo tanto, estarían dedicadas al aparato masticador, y fundamentalmente ligado a la capacidad del procesado de alimento.

En un contexto más amplio, se deberían investigar y analizar en detalle las características paleobiológicas de las distintas familias de notoungulados entre sí para discernir mejor las características propias de cada una dentro del contexto paleobiogeográfico y paleoclimático en las que se desenvuelven. Por ejemplo, en el estudio de los índices biomecánicos del esqueleto poscranial de distintos taxones con comparación de animales actuales cuyas características morfofuncionales son conocidas, así como estudios comparativos de estos mismo índices biomecánicos entre distintos taxones dentro del orden Notoungulata. En este sentido sería necesario conocer de qué forma se distribuyen en la filogenia —a nivel del orden— las distintas características osteológicas, así como las inferencias locomotoras y funcionales de las distintas familias.

Las estimaciones cuantitativas de la cavidad endocraneana (coeficiente de encefalización) en el orden Notoungulata deberían debe ser ampliada mediante la inclusión de más taxones y de un amplio número de muestra y en este sentido crear nuevos métodos de estimación de masa corporal en notoungulados, para evitar el sesgo que tienen sobre las estimaciones.

ANEXO I

Capítulo III. Materiales y métodos

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
<i>Trachytherus alloxus</i> Billet <i>et al.</i> , 2008.	MNHN Bol V 6355 (Holotipo). Ver Billet (2008) para conocer la lista de serie tipos.	Cráneo completo con I1, P3-M3 derecho e izquierdo.	Salla	Billet <i>et al.</i> , 2008
	MNHN.F.SAL 274 (Paratipo)	Cráneo con P4-M3 derechos e izquierdos.	Salla	Billet <i>et al.</i> , 2008
	MNHN.F.SAL11 (paratipo)	Frag. de mandíbula con p1-m3 derechos	Salla	Billet <i>et al.</i> , 2008
	MNHN.F.SAL 235 (Paratipo)	Fragmento de sínfisis mandibular con i1-i3, p3-m1 derechos, y i1-i3, p2-m1 izquierdos	Salla	Billet <i>et al.</i> , 2008
	MNHN.F.SAL 7 (Paratipo).	Fragmento de maxilar izquierdo con I1-M3	Salla	Billet <i>et al.</i> , 2008
	MNHN.F.SAL 8	Frag. de cuerpo mandibular izquierdo con p4-m3.	Salla	Billet <i>et al.</i> , 2008
	MNHN Bol V 5710	Cráneo fragmentado con gran parte de maxilares y parte dorsal craneal.	Salla	Billet <i>et al.</i> , 2008
	MNHN Bol V 11529	Hemimandíbula izquierda con i1-i3, p4-m3.	Salla	Billet <i>et al.</i> , 2008
	UF 91933	Cráneo con I1, P3-M3 derechos e izquierdos; mandíbula con i1, i3, p3-m3 derecho e izquierdos; húmero, radio, ulna y mano izquierda con, escafoides, unciforme, pisiforme, trapecio y trapecioide con Mc I-V y falanges asociadas.	Salla	Shockey <i>et al.</i> , 2007
	MNHN. F.SAL s/n ("1738")	Ulna derecha.	Salla	Fernández-Monescillo <i>et al.</i> , 2018
	MNHN.F.SAL 191533	Astrágalo derecho.	Salla	-
	MNHN.F.SAL 292	Frag. de sínfisis mandibular con i1-i2 derechos, i1-p4 izquierdos	Salla	-
	MNHN.F.SAL 297	Frag. de maxilar con P3-M3 derechos y P4-M3 izquierdos.	Salla	-
	MNHN Bol V 6964	Frag. sínfisis mandibular con i1-m1 derechos, i1-p4 izquierdos.	Salla	-
	MNHN Bol V	Frag. maxilar izquierdo con I1-M3.	Salla	-
	MNHN Bol V 3814	Frag. mandibular derecho con p4-m3.	Salla	-
	MNHN Bol V 6180	Frag. maxilar izquierdo con P4-M3	Salla	-
	MNHN Bol V 3983	Frag. sínfisis mandibular con i1-P2 derechos y P2 izquierdo.	Salla	-
<i>Trachytherus spegazzinianus</i> Ameghino, F., 1889	MACN A 235 (Holotipo)		Rocas Bayas	Ameghino, F., 1889; Billet <i>et al.</i> , 2008
		Frag. de maxilar derecho con I1-M3 izquierdo		
	MACN A 236 (Holotipo)	I1 izquierdo.	Rocas Bayas	Ameghino, F., 1889
	UNPSJB 679 cráneo	Cráneo completo con I1, P3-M3 derecho e izquierdo.	Cabeza Blanca	Reguero y Prevosti, 2010
	UNPSJB 62	Frag. de cráneo rostral con I1-M3 derechos e izquierdos.	Cabeza Blanca	

Tabla 1. Anexo I. Continuación (1).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
<i>Trachytherus ramirezi</i> Shockey <i>et al.</i> , 2016	UNPSJB 62	Frag. de cráneo rostral con I1-M3 derechos e izquierdos.	Cabeza Blanca	Reguero y Prevosti, 2010; Fernández-Monescillo <i>et al.</i> , 2017
	UNPSJB 112		Cabeza Blanca	
	MACN A 52-634	Cráneo completo con I1, P3-M3 derecho y cavidad endocraneana natural.	-	-
	MNHN Bol V 11000	Astrágalo derecho.	Lacayani	-
	MLP 61-IV-11-22	Mt III derecho.	El pajarito, Chubut.	-
	MLP 61-IV-11-21	Calcáneo izquierdo.	El pajarito, Chubut.	-
	MUSM 350	Sínfisis mandibular con p3-p4 izquierdos.	El pajarito, Chubut.	-
		Cráneo bastante completo con I3-C derechos, y I2-3 izquierdos.	Moquegua	Shockey <i>et al.</i> , 2016
	MUSM 963	Huesos dela mano derecha, incluyendo radio y ulna distal, cuneiforme, lunar, unciforme y magnum, con frag. proximales de Mc II-V.	Moquegua	Shockey <i>et al.</i> , 2016
	MUSM 961	Astrágalo derecho.	Moquegua	Shockey <i>et al.</i> , 2016
<i>Microtypotherium choquecotense</i> Villarroel, 1974	MUSM 962	Astrágalo derecho.	Moquegua	Shockey <i>et al.</i> , 2016
	MUSM 966	Astrágalo derecho.	Moquegua	Shockey <i>et al.</i> , 2016
	MNHN Bol V 11708 (=GB-002; Holotipo).	Frag. maxilar con P4-M3 izquierdos, I1 izquierdo muy fragmentado; P3-M1 derechos; frag. mandibular con m2-m3 izquierdo.	Choquecota	Villarroel, 1974b
	MNHN Bol 11709 (=GB-003, serietipo).	Región occipital craneal con bula izquierda completa, y derecha abierta.	Choquecota	Villarroel, 1974b
	MNHN Bol V 3349	Cráneo prácticamente completo con I1-M3 derechos e izquierdos.	Choquecota	Saint-André, 1991
	MNHN.F.BLV151	Frag de ulna izquierda, y radio izquierdo.	Cerdas	-
<i>Caraguatypotherium munozi</i> Flynn <i>et al.</i> , 2005	MNHN Bol V 6353	Paladar derecho e izquierdo juvenil con DP3-M3 derechos e izquierdos	Cerdas	-
	SGOPV 22500 (Holotipo, antiguo SGOPV 4004)	Cráneo con I1-M3 izquierdos y derechos (M1-M2 fragmentados), y atlas asociado; Mandíbula con i1-m3 derecho e izquierdo. Frag. distal húmero, radio y ulna izquierdos; frag distal radio y ulna derechos con carpales y ocho vértebras cervicales; mano izquierda carpales mal preservados, Mc I-IV.	Caraguua	Flynn <i>et al.</i> , 2005
<i>Altitypotherium paucidens</i> Croft <i>et al.</i> , 2004.	SGOPV 4038 (Holotipo)	Frag. cráneo con maxilar con I1, P4-M3 izquierdos, y P4-M1	Cerro Chucal	Croft <i>et al.</i> , 2004
	SGOPV 4101 (Paratipo)	Frag. mandibular con i1-i2 izquierdos, i1-p4	Cerro Chucal	Croft <i>et al.</i> , 2004

Tabla 1. Anexo I. Continuación (2).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
<i>Altitypotherium chucalense</i> Croft <i>et al.</i> , 2004.	SGOPV 4100 (Holotipo)	Cráneo fragmentado sin parte rostral, con basicráneo; dientes P4-M3 derechos con P3 fragmentado; M1-M3 izquierdos con P3 y P4 fragmentados. Frag de mandíbula con p4 -m3 derechos y p4-m2 izquierdos.	Cerro Chucal	Croft <i>et al.</i> , 2004
	SGOPV 4181 (Paratipo)	Frag. maxilar con P3-M3 izquierdos.	Cerro Chucal	Croft <i>et al.</i> , 2004
<i>Eotypotherium chico</i> Croft <i>et al.</i> , 2004	SGOPV 5157 (holotipo)	Frag. cráneo con P3-M3 izquierdos.	Cerro Chucal	Croft <i>et al.</i> , 2004
	SGOPV 5158 (paratipo)	Frag. mandíbula con m3-m2 izquierdos.	Cerro Chucal	Croft <i>et al.</i> , 2004
	SGOPV 5129	Frag. mandíbula con m1 derecho fragmentado.	Cerro Chucal	Croft <i>et al.</i> , 2004
	SGOPV 5156 (paratipo)	Frag. maxilar con P3-M3 derechos, y lado izquierdo muy fragmentado.	Cerro Chucal	Croft <i>et al.</i> , 2004
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i> (Roth 1901)	MLP 12-1701 (Holotipo)	Frag. craneal con I1, P3-M3 derechos, y P4-M3 izquierdos. Frag. de mandíbula con i1-m3 derechos e izquierdos, basicráneo, calcáneo, astrágalo cuboides, navicular, ectocuneiforme, mesocuneiforme, entocuneiforme, Mt I-V, y falanges asociadas.	Laguna Blanca	Roth, 1901
(= <i>Trachytypotherium</i>)	MACN A 10347 a	Mandíbula con i1, dp3, dp4, m1, m2 izquierdos e i1 derecho.	-	Rovereto, 1914; Kraglievich, 1930
(= <i>Trachytypotherium</i>)	MACN A 10347 b	Dientes sueltos: m1 derecho, m3 izquierdo, M2 y M3 derecho, I1 derecho, P4 derecho	-	Rovereto, 1914; Kraglievich, 1930
(= <i>Typothericulus</i>)	MLP 12-1734	Fragmento craneal con I1 izquierdo fragmentado, y m2.	Laguna Blanca	Pascual y Bondesio, 1985
(= <i>Eutypotherium superans</i>) Ameghino, F. 1904)	MACN A 11079 (Holotipo)	Cráneo con I1-M3 derecho e izquierdo	Laguna Blanca	Ameghino, F. 1904
	MLP 71-IX-2-9	Frag. maxilar derecho, con i I1-M3 y I1-M2 izquierdos en posición y restaurados.	Vaca Mahuida	Pascual y Bondesio, 1985
	MLP 72-IX-2-8	Frag. de maxilar con I1-M3 derechos y I1-M2 izquierdos.		
(Aff. <i>Typotheriops</i> ssp.)	MLP 78-VI-5-1	Frag. maxilar derecho con I1-M3 derechos.	Salinas de Gualincho,	Pascual y Bondesio, 1985
	MLP 91-XII-7-1	Unciforme derecho.	-	-
	MLP 91-IX-7-9	Frag. proximal de ulna, frag proximal de Mt IV, magnum, unciforme, escafoides. Dientes sueltos i1, m1-m3 izquierdos, y I1 y M1 derecho.		
	MLP 91-IX-7-25	Frag. hemimandíbula izquierda con dp3, dp4, m1 y m2, y i1, y m3 derecho sueltos.	Cerro Guenguel	
	MLP 12-2323	Sínfisis mandibular con i1, p4 izquierdos, i1, i2 derechos.		
	MLP 12-1734	Mandíbula con p4 y m1 derechos, frag. proximal de ulna derecha, radio derecho, y fibula.		
	MLP 71-IX-2-1	Frag. mandibular con m1-m3 derechos e izquierdos		
	MLP 71-IX-2-9	Fémur derecho, frag proximal de ulna, frag distal de ulna, y m3 derecho.		

Tabla 1. Anexo I. Continuación (3).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
<i>Typotheriopsis chasicoensis</i> Cabrera y Kraglievich, 1931	MLP 12-1666 (Holotipo)	Cráneo con I1-M3 derechos y I1, M1-M3 izquierdos	Chasicó, Villarino	Cabrera y Kraglievich, 1931
	MLP 76-VI-12-68	Frag. maxilar con P3-M3 izquierdos	Arroyo Chasicó	
	MLP 29-IX-1-95	Frag. maxilar con P3-M3 izquierdos		
	MLP 28-X-11-68	Calcáneo, astrágalo, navicular, mesocuneiforme derechos.	Chasicó, Villarino	
	MLP 28-X-11-17	Frag. craneal, proximal de ulna derecha.	Arroyo Chasicó	
	MLP 28-X-11-67	Frag. de mandíbula con i1-m3 izquierdos.	Arroyo Chasicó	
	MLP 60-VI-18-4	Frag. mandibular con i1-m3 derechos, y frag. craneal con maxilar con I1-M2 derechos.	Arroyo Chasicó	
	MLP 28-X-11-69	Frag. craneal con I1-M3 izquierdos y derechos.	Arroyo Chasicó	
	MLP 67-XII-27-1	Frag. craneal con I1-M3 derecho e izquierdo, y parte caudoventral craneal. Frag. mandíbula con i1-m3 derechos e izquierdos.	Arroyo Chasicó	
	MLP 60-VI-18-49	Frag. de hemimandíbula con i2, p4-m3 derechos.	Arroyo Chasicó	
	MLP 29-IX-1-79	Frag. mandibular con p4-m3 derechos.	Arroyo Chasicó	
	MLP 29-IX-1-97	Frag. hemimandíbula derecho con dientes fragmentados salvo m2-m3 derechos.	Arroyo Chasicó	
	MLP 76-VI-12-126	Frag. craneal con I1 y M2 izquierdos, I1, M1-M3 derechos.	Arroyo Chasicó	
	(= <i>Typotheriopsis silveyrai</i> ; Cabrera 1937)	MLP 36-XI-10-2 (Holotipo)	Tupungato	
<i>Plesiotypotherium achirensense</i> Villarroel, 1974a.	MNHN.F.ACH 26 (Holotipo)	Cráneo con P3-M3 derechos e izquierdos, y fémur izquierdo sin parte distal, Mc IV, Mt IV y Mt III derecho, clavícula derecha, frag. proximal de fémur derecho, frag. distal de tibia derecha; parte rostral de nasal. Mandíbula completa con i1-m3 derechos e izquierdos.	Achiri	Villarroel, 1974a
	MNHN.F.ACH 18 (Paratipo)	Radio izquierdo, humero derecho, frag. distal de ulna derecha	Achiri	Villarroel, 1974a
	MNHN.F.ACH 19	Frag. de maxilar con I1-M2 izquierdos, y I1-M3 derechos.	Achiri	Villarroel, 1974a
	MNHN.F.ACH 20	Frag. de maxilar con I1-M3 izquierdos, y I1-M3 derechos, y mandíbula completa con i1-m3 derechos e izquierdos	Achiri	Villarroel, 1974a
	MNHN.F.ACH 20	Frag. de basicráneo.	Achiri	
	MNHN.F.ACH 23 (Paratipo)	Cráneo con I1-M3 derechos e izquierdos roto en la parte del basicráneo.	Achiri	Villarroel, 1974a
	MNHN.F.ACH 24 (Paratipo)	Astrágalo derecho.	Achiri	Villarroel, 1974a

Tabla 1. Anexo I. Continuación (4).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
(= <i>Plesiotypotherium majus</i> , Villarroel, 1974a)	MNHN.F.ACH 25 (Paratipo)	Calcáneo derecho.	Achiri	Villarroel, 1974a
	MNH.F.ACH 27 (Holotipo)	Frag. rostral de cráneo con maxilar con I1-M3 derechos y P4-M3 izquierdos.	Achiri	Villarroel, 1974a
	MNHN.F.ACH 27	Petroso izquierdo.	Achiri	Villarroel, 1974a
	MNHN.F.ACH 28	Maxilar con I1-M3 y con I1-P4 derechos.		Villarroel, 1974a
	MNHN.F.ACH 29	Frag. de mandíbula izquierda con m1-m3, y tres molares sueltos., escafoides derecho.		
	MNHN.F. ACH 30	Frag. caudal de cráneo.		
	MNHN.F. ACH 32	Frag. mandibular con p4-m3 izquierdos, y m1-m3 derechos.	Achiri	
	MNHN.F. ACH 33	Cráneo fragmentado con P4-M3 izquierdos.	Achiri	
	MNHN.F. ACH 34	Frag distal húmero derecho e izquierdo, Frag. proximal y distal de radio derecho, mandíbula completa pero mal conservada con p4, m1 y m3 izquierdos, y p4-m3 derechos; astrágalo y calcáneo derecho, fragmentos de tibia derecha. Mt IV derecho, Mc II, Mc III y Mc V derechos. .	Achiri	
	MNHN.F.ACH 37	Frag. de sínfisis mandibular con i1-i2 izquierdos.	Achiri	
	MNHN.F.ACH 36	Atlas, fragmento de mandíbula con p4, m1 derechos y m2 fragmentado.	Achiri	
	MNHN.F.ACH 39	Frag. de maxilar con P3-m3 izquierdos, y p4-m3 derechos, frag. de bulla timpánica.	Achiri	
	MNHN.F.ACH 40	Atlas, fémur derecho, tibia derecha con parte proximal mal conservada, calcáneo izquierdo.	Achiri (Cerro Pirapi grande)	
	MNHN.F.ACH 46	Frag. distal de húmero derecho, Frag. proximal de ulna derecha.	Achiri	
	MNHN. F. ACH 49	Frag de mandíbula con dientes muy fragmentados.	Achiri	
	MNHN. F. ACH 50	Calcáneo izquierdo.	Achiri	
	MNHN. F. ACH 53	Astrágalo izquierdo	Achiri	
	MNHN. F. ACH 54	Astrágalo derecho	Achiri	
	MNHN. F. ACH 55	Astrágalo izquierdo	Achiri	
	MNHN.F. ACH s/n	Mt IV izquierdo.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN. F. ACH 563	Cráneo prácticamente completo con dientes fragmentados.	Achiri	
	MNHN Bol V 11875 (=GB-228)	Frag. de cráneo con P4-M3 derechos e izquierdos.	Achiri	Cerdeño <i>et al.</i> , 2012
	MNHN Bol V 12669	Mandíbula con i1-m3 derechos e izquierdos.	Achiri (Cerro Pisakeri)	
	MNHN Bol V 12670	Mandíbula con i1-m2 izquierdos con rama mandibular,, y i1 derecho	Achiri (Cerro Pisakeri)	
	MNHN Bol V 3813	Unciforme y magnum, izquierdo, y Mt III	Achiri	

Tabla 1. Anexo I. Continuación (5).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
	MNHN Bol V 8507	Frag. de escápula izquierda.	Achiri	
	MNHN Bol V 9880	Mandíbula con p4-m3 derechos e izquierdos; astrágalo izquierdo; frag. distal de húmero derecho; frag. proximal de Mt III, Mt IV-V derechos; trapecio, trapezoide, mesocuneiforme derechos, y calcáneo izquierdo.	Achiri	
	MNHN Bol V 11676	Cráneo con I1-M3 derechos, y atlas.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 3442	Frag de astrágalo derecho.	Achiri (Cerro Pisakeri)	
	MNHN Bol V 3334	Frag mandíbula con p4 –m2 derechos.	Achiri	
	MNHN Bol V 3438	Fragmento proximal de dos Mc II.	Achiri (Jacka Pukara)	
	MNHN Bol V 3440	Frag. proximal de Mc IV izquierdo.; Frag. proximal del Mt V.	Achiri	
	MNHN Bol V 3745	Frag. mandíbula con m3 derecho.	Achiri	
	MNHN Bol V 11677	Frag de mandíbula con m2 derecho.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 11691	Frag, proximal de Mt IV izquierdo.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 11692	Frag distal de fémur derecho.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 11698	Fragmento caudal del cráneo parte izquierda, con petroso y bula timpánica.	Achiri (Jacka Pukara)	
	MNHN Bol V 11697	Frag distal de húmero izquierdo.; Frag. proximal de radio izquierdo; Frag- distal de calcáneo derecho.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 12655	Frag. proximal de Mt IV izquierdo y Mt V, y frag proximal de húmero izquierdo.	Achiri	
	MNHN Bol V 3755	Frag de mandíbula izquierda con p4, m1.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 3432	Frag. proximal y distal de húmero izquierdo.	Achiri (Jacka Pukara)	
	MNHN Bol V 3443	Mc III derecho, frag distal de húmero derecho, Mt I derecho, y frag distal de escápula.	Achiri (Cero Pisakeri)	
	MNHN Bol V 3740	Mc V derecho, frag proximal de radio izquierdo y derecho, cuboides derecho.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 3742	Frag. distal de fémur izquierdo, frag distal de radio derecho, frag distal de tibia.	Achiri (Cero Pisakeri)	
	MNHN Bol V 3432	Cuboides y ectocuneiforme derechos.	Achiri (Cero Pisakeri)	

Tabla 1. Anexo I. Continuación (6).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
	MNHN Bol V 12649	Frag de astrágalo izquierdo	Achiri	
	MNHN Bol V 3743	Frag distal de humero derecho, mágnun derecho. Frag proximal Mc V derecho. P3 izquierdo.	Achiri	
	MNHN Bol V 11694	Frag proximal de Mc II y calcáneo izquierdo.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 11694	Frag. de mandíbula con dp3, p4 y frag. de m1.	Achiri	
	MNHN Bol V 12687	Húmero, radio, ulna y sesamoideo radial del codo derechos; Mc II, semilunar, escafoides, magnum, trapecio derechos.	Achiri (Virgen Pata)	Fernández-Monescillo et al., 2018.
	MNHN Bol V 12737	Mt II izquierdo.	Achiri (Cero Pisakeri)	
	MNHN Bol V 12713	Frag de calcáneo izquierdo.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 12659	Escápula derecha.	Achiri	
	MNHN Bol V 12671	Atlas, frag. de humero derecho; Frag. proximal del fémur izquierdo.	Achiri (Cero Pisakeri)	
	MNHN Bol V 12693	Frag. astrágalo y semilunares derechos.	Achiri	
	MNHN Bol V 12711	Frag. de astrágalo, y de cuneiforme derecho.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 12714	Frag. distal de tibia izquierda.	Achiri	
	MNHN Bol V 12732	Frag. maxilar con P3 y P4.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 12733	Escafoides y semilunar izquierdos.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 12734	Mc II con falange primera, segunda y tercera, Mc III y unciforme y piramidal, y ectocuneiforme todos izquierdos.	Achiri (Cerro Achiri)	Fernández-Monescillo et al., 2018.
	MNHN Bol V 12747	Pisiforme derecho.	Achiri	
	MNHN Bol V 3326	Frag. mandibular con P4-m3 Izquierdos.	Achiri	
	MNHN Bol V 3326 b	Petroso izquierdo.	Achiri	
	MNHN Bol V 12748	Semilunar derecho.	Achiri	
	MNHN Bol V 12479	Cuboides derecho.	Achiri	
	MNHN Bol V 12750	Navicular derecho	Achiri	
	MNHN Bol V 12751	Ectocuneiforme izquierdo.	Achiri	
	MNHN Bol V 12753	Falanges	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 12760	Radio derecho	Achiri (Cero Pisakeri)	Fernández-Monescillo et al., 2018.
	MNHN Bol V 12763	Frag. de astrágalo derecho.	Achiri (Virgen Pata)	

Tabla 1. Anexo I. Continuación (7).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
	MNHN Bol V 3336	Autopodio posterior derecho, Escafoides, piramidal, trapezoide, trapecio, magnum, calcáneo, navicular, cuboides, ectocuneiforme, Mt I, Mt III, Mt V; y probablemente del mismo individuo: mesocuneiforme, falange primera, astrágalo y calcáneo izquierdo, Mt II, Mt IV, V derecho, frag. proximal de Mt III izquierdo. Otras partes de otro individuo: magnum derecho, y frag. proximal de Mc IV derecho y frag. proximal de Mc II izquierdo.	Achiri	
	MNHN Bol V 3325	Fragmento de cráneo juvenil, con dp3, dp4, m1-m3 derechos e izquierdos.	Achiri	
	MNHN Bol V 3330	Frag de mandíbula con i1-m2 derechos, y i1-m3 izquierdos.	Achiri	
	MNHN Bol V 3337	Frag proximal de Mt II derecho, escafoides izquierdo, y I1 y dP4 (bilobulado) izquierdo	Achiri	
	MNHN Bol V 3752	Frag proximal de Mc II izquierdo.	Achiri	
	MNHN Bol V 3753	Frag distal de humero derecho.	Achiri	
	MNHN Bol V 3754	Frag distal de humero izquierdo.	Achiri	
	MNHN Bol V 8548	Frag rostral de cráneo, molares y premolares rotos.	Achiri	
	MNHN Bol V 8968	Frag. maxilar izquierdo con dP4 -M3 rotos en parte labial, y frag. derecho de maxilar con dp3?-dp4 , y fragmento de bulla timpánica.	Achiri	
	MNHN Bol V 9601	Frag. proximal de humero derecho.	Achiri	
	MNHN Bol V 11678	Mc III izquierdo.	Achiri (Virgen Pata)	
	NNHN Bol V11690	Frag. de escápula derecha.		
	MNNN Bol V 11753 (=GB-100)	Frag. de maxilar con P3, P4 (bilobulado), izquierdos, y p4 -m3 derechos; frag. de mandíbula con i1, m3 izquierdos y derechos.	Achiri	Cerdeño <i>et al.</i> , 2012
	MNHN Bol V 11880 (=MNHN ACH 234)	Calcáneo derecho.	Achiri	Villarroel, 1974a
	MNHN Bol V 11884 (=MNHN ACH 238)	Frag. proximal de radio izquierdo.	Achiri	
	MNHN Bol V 11999 (=ACH 355)	Frag. de maxilar izquierdo con P4-M3.	Achiri	
	MNHN Bol V 12353	Frag distal de cráneo	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 12611	Frag de cráneo con I1 izquierdo.	Achiri (Cerro Pisakeri)	
	MNHN Bol V 12662	Frag de mandíbula con m1-m3 derechos, y frag de mandíbula con p4-m3 izquierdos, y Mt II izquierdo.	Achiri (Cerro Achiri)	
	MNHN Bol V 12663	Mandíbula con dentición completa.	Achiri (Virgen Pata)	

Tabla 1. Anexo I. Continuación (8).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
	MNHN Bol V 12664	Cráneo con I1-M3 derechos e izquierdos; mandíbula con p4-m3; frag. distal de tibia derecha, frag. proximal de ulna; magnum derecho.	Achiri (Cerro Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 12665	Cráneo con I1, derecho, y con I1-M3 izquierdos.	Achiri (Cerro Pisakeri)	
	MNHN Bol V 12669	Mandíbula completa, con dentición con i1-m3 derechos e izquierdos.	Achiri (Cerro Pisakeri)	
	MNHN Bol V 12670	Mandíbula con i1 izquierdo, y con i1-m2 derecho.	Achiri (Cerro Pisakeri)	
	MNHN Bol V 12741	Cuboides derecho		
	MNHN Bol V 12744	Frag. proximal de Mt IV izquierdo.		
	MNHN Bol V 12745	Mt II derecho.	Achiri (Cerro Pisakeri)	
	MNHN Bol V 12746	Pisiforme derecho e izquierdo.	Achiri	
	MNHN Bol V 12756	Frag. de navicular izquierdo	Achiri	
	MNHN Bol V 12757	Trapezoide derecho y frag. de piramidal	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 12768	Humero derecho, e izquierdo.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 12924	Frag. de cráneo con I1 derecho e izquierdo.	Achiri (Virgen Pata)	
	MNHN Bol V 12996	Frag. de mandibular con i1-m2 derechos e i1-m1 izquierdos	Pomata Ayte	
	MNHN Bol V 12929	Frag. de escápula izquierda, y de diáfisis de fémur ,	Pomata Ayte	
	MNHN Bol V 12932	Frag. de mandíbula con p4-m3 derechos.	Pomata Ayte	
	MNHN Bol V 12933	Frag. de maxilar con P4-M3 izquierdos.	Pomata Ayte	
	MNHN Bol V 12934	Frag. proximal de tibia derecha, frag. proximal de Mt IV izquierdo, y frag troclear de ulna izquierda.	Pomata Ayte	
	MNHN Bol V 12941	Frag. de escápula derecha y M1 o M2 izquierdo.	Pomata Ayte	
	MNHN Bol V 12963	Unciforme izquierdo	Pomata Ayte	
	MNHN Bol V 12947	Atlas, frag. de maxilar	Pomata Ayte	
	MNHN Bol V 12974	Frag de cráneo con P3-M3 derechos, y con P3-M3 izquierdos.	Pomata Ayte	
	MNHN Bol V 12975	Frag. de mandíbula con m2-m3 izquierdos.	Pomata Ayte	
	MNHN Bol V 12970	Frag proximal de Mc V, y vertebras.	Pomata Ayte	
	MNHN Bol V 12972	Frag de maxilar con I1, I2, M1-M3 derechos, y i1, i2 m1 derechos e izquierdos.	Pomata Ayte	
	MNHN Bol V 12973	Frag de cráneo con I1-M3 derechos, y I1-M1 izquierdos, frag de mandíbula con i1, m1 derechos y p4 izquierdo.	Pomata Ayte	
(= <i>Plesiotypotherium majus</i> , Villarroel, 1974a)	MNH.F.ACH 27 (Holotipo)	Frag. rostral de cráneo con maxilar con I1-M3 derechos y P4-M3 izquierdos.	Achiri	Villarroel, 1974a

Tabla 1. Anexo I. Continuación (9).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
<i>Plesiotypotherium casirensense</i> Cerdeño <i>et al.</i> , 2012.	MNHN Bol V 3724 (Holotipo)	Cráneo con parte lateral izquierda fragmentada, y parte dorsodistal, presencia de I1 derecho, y de I1-M3 izquierdos; frag. de sínfisis mandibular y de hemimandíbula derecha con i1-i2 izquierdos, y i1-m3 derechos; radio derecho e izquierdo; frag. distal de ulna izquierda, y frag proximal.; húmero derecho sin trocánter mayor; frag. húmero distal; ulna derecha; fíbula izquierda, conjunto de cinco vértebras cervicales (C2-7?), vértebra lumbar; astrágalo y calcáneos izquierdos, naviculares derecho e izquierdo, mesocuneiforme, ectocuneiforme, Mc I y falange asociada, Mc III izquierdo, y derecho con falange asociada, Mc IV derecho con falange, y Mc IV izquierdo, Mt II derecho, Mc V derecho; pisiformes derecho e izquierdo, unciformes derecho e izquierdo, magnum derecho, semilunar derecho, escafoides derecho, trapecoide y trapecio derechos; piramidal derecho e izquierdo, entocuneiforme.	Casira (Kasira)	Cerdeño <i>et al.</i> 2012; Fernández-Monescillo <i>et al.</i> , 2018
	MNNHN Bol V 12275 (Paratipo)	Cráneo con parte rostroventral fragmentada y con dientes fragmentados.	Casira (Kasira)	Cerdeño <i>et al.</i> , 2012.
	MNHN Bol V 11675	Frag. rostral de cráneo con alveolos de incisivos superiores, P4-M3 izquierdos, P4 y M2 derechos; frag. de mandíbula con i1-m3 derechos e izquierdos. El holotipo de la especie está perdido	Casira (Kasira)	
<i>Pseudotypotherium maendrum</i> (Ameghino, F., 1887a)	MLP-12-1993 (Holotipo de la especie tipo del género).	Mandíbula juvenil con i1-i2, dp3, p4-m3 izquierdos y derechos, ramas bien conservadas.	Monte Hermoso	Ameghino, F., 1887a
(= <i>Pseudotypotherium pulchrum</i> , Ameghino, F., 1904)	MACN A 5789 (Holotipo)	Frag. mandibular juvenil con i1, dp3, p4-m1, m2 izquierdos, i1, m2 derechos.	Monte Hermoso	Ameghino, F., 1904
	MACN A 10278	Frag. mandibular con i1 izquierdo, i1-m3 derechos.	Monte Hermoso	Ameghino, F., 1889
	MACN PV 10287	Mandíbula con p4 y m3 izquierdos y i1-m3 derechos	Monte Hermoso	
	MACN PV 5072	Cráneo con I1-M3 derechos y P3-M3 izquierdos.	Rio Salado	
	MACN PV 7907	Ulna derecha.	Monte Hermoso	

Tabla 1. Anexo I. Continuación (10).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
	MACN PV 7972	Cráneo con I1-M3 derechos e izquierdos. Frag. mandibular con I1-M2 izquierdos y I1-M3 derechos. Astrágalo izquierdo, unciforme derecho, trapecio derecho, Mc II-III derechos, Mc II y Mc IV izquierdos, semilunar, escafoides, pisiforme derecho. Frag distal de húmero izquierdo, frag. distal de tibia izquierda y derecha, radio derecho, frag. proximal de radio izquierdo, frag. proximal escápula derecha, frag. proximal fémur,	Monte Hermoso	Fernández-Monescillo et al., 2017
	MACN PV 7962	Cráneo completo con I1-M3 izquierdos y derechos, pelvis completa.	Monte Hermoso	
	MACN PV 2925	Cráneo completo con I1-M3 izquierdos y derechos.	Monte Hermoso	Fernández-Monescillo et al., 2017
	MACN PV 2924	Frag. mandibular con p4-m3 derecho e izquierdo.	Monte Hermoso	
	MACN PV 7981	Frag. mandibular con I1 izquierdo, y I1-M3 derechos.	Monte Hermoso	
	MACN PV 8659	Cráneo con I1-M3 derechos y P3, M1-M3 izquierdos	Monte Hermoso	
	MACN PV 8010	Astrágalo, calcáneo, navicular, cuboides, ectocuneiforme mesocuneiforme, mesocuneiforme izquierdos	Monte Hermoso, Montehermosense, Argentina	
	MACN PV 7845	Cráneo con I1-M3 derechos e izquierdos.	Monte Hermoso	
	MACN PV 1111	Mandíbula con i1-m2 derechos e izquierdos.	Monte Hermoso	Fernández-Monescillo et al., 2017
	MACN PV 1779	Cráneo completo con I1-M3 izquierdos y derechos.	Monte Hermoso, Montehermosense, Argentina	
(= <i>Typotherium extensum</i> , Rovereto, 1914)	MACN PV 7769 (Holotipo)	Cráneo completo con I1-M3 izquierdos y derechos. Mc III-V derechos. Frag. distal de húmero derecho.	Monte Hermoso	Rovereto, 1914
(= <i>Typotherium strictum</i> , Rovereto, 1914)	MACN PV 7739 (Holotipo)	Cráneo sin parte rostral con P3-M3 derechos e izquierdos	Monte Hermoso	Rovereto, 1914
(= <i>Typotherium pseudopachygnatum</i>)	AMNH 145010	Frag. rostral de cráneo con I1-M3 derechos e izquierdos.	Monte Hermoso	
(= <i>Typotherium pseudopachygnatum</i>)	AMNH 14509	Frag. rostral de cráneo con I1-M3 derechos e izquierdos.	Monte Hermoso	Patterson, 1934b
(= <i>Typotherium pseudopachygnatum</i>)	MLP 46-V-13-5	Frag. mandibular i1-i2 derechos, y i1-m3 izquierdos.	Monte Hermoso	

Tabla 1. Anexo I. Continuación (11).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
	MLP 48-XII-16-225	Frag. mandibular con i1-m3 derechos, i2-m3 izquierdos.	Monte Hermoso	
	MLP 12-1699	Mandíbula con i1-p4 y m3 derechos, i-m3 izquierdos.	Monte Hermoso	
	MLP 12-1700	Mandíbula con i1-m3 derechos e izquierdos	Monte Hermoso	
	MLP 12-1733	Cráneo sin parte rostral y sin parte derecha del basicráneo, con P3-M3 derechos y P3-M3 izquierdos, frag. proximal de radio	Monte Hermoso	
(= <i>Typotherium bravardi</i> , Burmeister, 1888)	MLP 48-XII-16-220 (¿Holotipo?).	Cráneo reconstruido con P3-M3 izquierdo.	Monte Hermoso	Burmeister, 1888
(= <i>Typotherium hystatum</i> , Cabrera, 1937)	MLP 43-VII-10-1 (Holotipo)	Frag. mandibular con p4-m3 izquierdos	Miramar	Cabrera, 1937
(= <i>Pseudotypotherium exiguum</i> , Ameghino, F., 1903)	MLP 12-1684 (Holotipo)	Frag. hemimandíbula izquierda con dp4/p4?, m1-m3.	Monte Hermoso	Ameghino, F., 1887a
(= <i>Pseudotypotherium exiguum</i> , Ameghino, F., 1903)	MLP 12-1683 (Paratipo)	Frag. maxilar con M1-M3 derechos e izquierdos.	Monte Hermoso	Ameghino, F., 1903
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i> Rovereto, 1914	MACN PV 8469	Cráneo fragmentado sin parte rostral, con P3-M3 derechos e izquierdos, y basicráneo completo.	Huayquerías	Rovereto, 1914
	MLP 12- 1679	Cráneo fragmentado sin arcos cigomáticos, y con I1-M3 izquierdos, y hemimandíbula derecha m1-m3.	-	-
	MLP 31- XI-12-17	Cráneo fragmentado con P3-M3 izquierdos.	-	-
	MLP 57-X-10-104	Fragmento rostral de cráneo con I1 derecho e izquierdo. Tibia izquierda sin parte proximal, y unida a astrágalo; frag. distal de humero derecho, frag. distal de fíbula.	Salinas Grandes de Hidalgo	
	MLP 57-X-10-161	Frag. proximal de radio izquierdo, e i1 derecho.	Salinas Grandes de Hidalgo	
	MLP 57-X-10-135	Pisiforme derecho.	Salinas Grandes de Hidalgo	
	MLP 57-X-10-152	Unciforme izquierdo.	Salinas Grandes de Hidalgo	
	MLP 57-X-10-152	Frag. proximal de Mc II, pisiforme derecho	Salinas Grandes de Hidalgo	

Tabla 1. Anexo I. Continuación (12).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
	MLP 65-VII-29-33	Mandíbula fragmentada en muy mal estado con p4-m3 derechos, y p4-m2 izquierdos. Parte dorsal del cráneo y paladar con P3-M3.	Salinas Grandes de Hidalgo	
	MLP 65-VII-29-32	Frag. de cráneo con P3-M3 derechos e izquierdos.		
	MLP 71-IX-3-1	Fragmento rostral de cráneo con P4-M3 izquierdos y P3-M3 derechos, y basicráneo	Gobernador Ayala	
	MLP 76-IV-21-6	Hemimandíbula derecha sin parte rostral, con m1-m3 izquierdos, y parte dorsal de cráneo y arco cigomático derecho.	Gobernador Ayala	
	MLP 92-VIII-1-5	Unciforme derecho, ulna derecha sin olecranon, parte de la cadera. Frag. de hemimandíbula izquierda p4-m3. Frag. de cadera izquierda.	-	
	MLP 65-VII-29-69	1ª, 2ª y 3ª falanges dedo sin identificar.	-	
	MLP 57-X-10-163	Calcáneo, navicular, cuboides entocuneiforme derechos	Salinas Grandes de Hidalgo	
	MLP 57-X-10-182	Frag. de Hemimandíbula derecha con p4 y m1; m3 derecho suelto. Frag. distal de húmero derecho.	Lago Epecuén	
	MNHN.F.PAM 2 (Holotipo)	Cráneo completo con I1-M3 derechos e izquierdos. Mandíbula P4-M3 izquierdos y derechos; i1 y i2 derechos e izquierdos algo fragmentados. Escapula, clavícula, húmero, radio, ulna derechos. Mano izquierda con semilunar, escafoides, magnum, unciforme Mc I-V. Tibia, fibula y húmero izquierdos, pie izquierdo, con calcáneo, astrágalo, entocuneiforme, Mt-I-V y falanges asociadas.	Toscas del Río de la Plata	
	MNHN.F.PAM 180 (Paratipo)	Mandíbula completa con i1-m3 derechos e izquierdos.	Toscas del Río de la Plata	
<i>Mesotherium cristatum</i> Serres, 1867 a	MNHN.F. PAM 181 (Paratipo)	Frag. de cuerpo mandibular con p4-m3 derechos.	Toscas del Río de la Plata	
	MNHN.F.PAM 362	Cráneo fragmentado, se conserva el maxilar con M1-M3 derechos algo patológicos por su disposición, y M1-M2 izquierdos.	Toscas del Río de la Plata	
	MNHN.F.PAM 365	Cráneo cortado en sección sagital.	Toscas del Río de la Plata	
	MNHN.F.PAM 364	Frag. neurocráneo cortado.	Toscas del Río de la Plata	
	MNHN.F.PAM 263 (Holotipo)	Frag. de mandíbula con p4-m2 derechos y p4-m3 izquierdos, alveolos de i2 derechos e izquierdos; i1 fragmentados ausencia de ramas mandibulares.	Toscas del Río de la Plata	Gervais y Ameghino, F. 1880

Tabla 1. Anexo I. Continuación (13).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
(= <i>Entelomorphus rotundatus</i> , Ameghino, F., 1889).	MPCB 64-178 (CB-B-51.15; holotipo)	Fragmento de sínfisis mandibular con i1, p4 izquierdos, y i1, p4 derechos, con m1 fragmentado.	Toscas del Río de la Plata	Ameghino, F., 1889
(= <i>Entelomorphus rotundatus</i> , Ameghino, F., 1889).	MPCB 64-723 (Holotipo)	Fragmento de sínfisis mandibular derecho con alveolo para el i1 y el i2	Toscas del Río de la Plata	Ameghino, F., 1889
(= <i>Typotherium exiguum</i> , Ameghino, F. 1904)	MACN PV 2648 (Holotipo)	Cráneo con parte rostral rota, con P3-M3 derecho e izquierdos.	Toscas del Río de la Plata	Ameghino, F., 1889,1904
	MPCB 64-78	Cráneo completo con I1-M3 derechos e izquierdos.	Toscas del Río de la Plata	
	MPCB s/n "418.	Cráneo completo con I1-M3 derechos e izquierdos.	Toscas del Río de la Plata	
	MPCB 64-85	Cráneo en gran parte reparado, con I1, P4-M3 derechos.	Toscas del Río de la Plata	
	MACN PV 8832	Cráneo y mandíbula unidos.	Olivos	
(= <i>Typotherium angustirostrum</i> Cattoi, 1941)	MACN PV 6040 (Holotipo)	Frag de cráneo con parte rostral rota, y con P3-M3 derechos el resto de dientes están rotos; fra. de mandíbula sin ramas mandibulares y con i1-M3 derechos e izquierdos; escapula izquierda; frag. proximal de fémur izquierdo; húmero izquierdo fragmentado en parte, proximal; frag proximal de radio, ectocuneiforme izquierdo, sesamoideo del radio derecho.	General Alvarado	Cattoi, 1941
(<i>Bravardia pampeana</i> , Cattoi, 1941).	MACN A 2037	Frag. maxilar izquierdo con DP2, DP3, P4-M3.	Olivos	Cattoi, 1941
	MACN PV 6895	Ramas mandibulares con i1-m3 derechos, y m1-m3 izquierdos.	Toscas	
	MACN PV 18030	Dientes superiores derechos sueltos, P4, M1, M2, M3.	-	-
	MACN PV 2538	Mano derecha prácticamente completa, semilunar, escafoides, piramidal, unciforme, mágnum, trapecioide, trapecio, Mc I-V y falanges asociadas.	Toscas del Río de la Plata	Ameghino, F., 1889
	MACN PV 2843	Pie derecho con calcáneo, astrágalo, navicular, cuboides, Mt III-V y falanges 1ª.	Olivos	
	MLP 12-1681 (nº orig. 1028)	Frag. de cráneo rostral con I1-M3 derecho, P3-M3 izquierdos.	-	-

Tabla 1. Anexo I. Continuación (14).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIÓN	YACIMIENTOS	REFERENCIAS
	MLP 42-IX-1-4	Fragmento rostral de cráneo con I1-M3 derechos e izquierdos; frag. de mandíbula con i1-m3 derechos y i1-m2 izquierdos, fragmento proximal de húmero y radio derechos.	-	-
	MLP 96-III-10-11	Cráneo roto dorsalmente, i1 -m3 izquierdos, y p3, p4, m3 derechos; parte distodorsal craneal con petroso.	-	-
	MLP 54-VI-19-1	Frag caudal de cráneo, Frag. de mandíbula con m1-m3 derechos.	-	-
	MLP 70-VIII-13-1	Frag. mandibular con i1, p4-m3 izquierdos y p4-m2 derechos.	San Antonio de Areco	
	MLP 34-VII-10-1	Húmero derecho, y tibia derecha.	Miramar	

Tabla 1. Anexo I. Lista de fósiles de mesoterios utilizados en esta tesis. En la primera columna se muestran en negrita los nombres de los taxones considerados como válidos, y en paréntesis los anteriores nombres taxonómicos empleados en la bibliografía para algunos de los fósiles y que se consideran sinónimos. Abreviaturas: Frag. Fragmento.

ANEXO II

Capítulo IV. Descripción dental e inferencias dentarias evolutivas en la familia Mesotheriidae

**ANEXO II. CAPÍTULO IV. DESCRIPCIÓN DENTAL E INFERENCIAS
DENTARIAS EVOLUTIVAS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

I1	MDL				BLW			
	N	Media	σ	Error estándar	N	Media	σ	Error estándar
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	1	12,91	1	-	1	6,3	-	-
<i>Altitypotherium paucidens</i>	1	13,31	-	-	1	6,84	-	-
<i>Plesiotypotherium</i> ' sp. (Nazareno)	5	13,89	1	0,45	5	7,73	0,46	0,2
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	16	18,02	3,43	0,85	16	10,66	1,64	0,41
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	1	20,845	-	-	1	12,235	-	-
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	2	17,72	1,27	0,9	2	10,13	1,2	0,86
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	5	15,21	2,25	1	4	8,73	1,29	0,64
<i>Caragatypotherium munozi</i>	2	17,68	0,4	0,28	2	9,29	0,72	0,51
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	15	20,65	5,78	1,49	10	13,76	1,37	0,43
<i>Mesotherium cristatum</i>	9	26,41	2,51	0,83	10	11,1	1,33	0,42

Tabla 1. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del I1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. Abreviaturas: MDL, longitud mesiodistal; BLW, anchura bucolingual; σ =desviación típica; N=número de muestra.

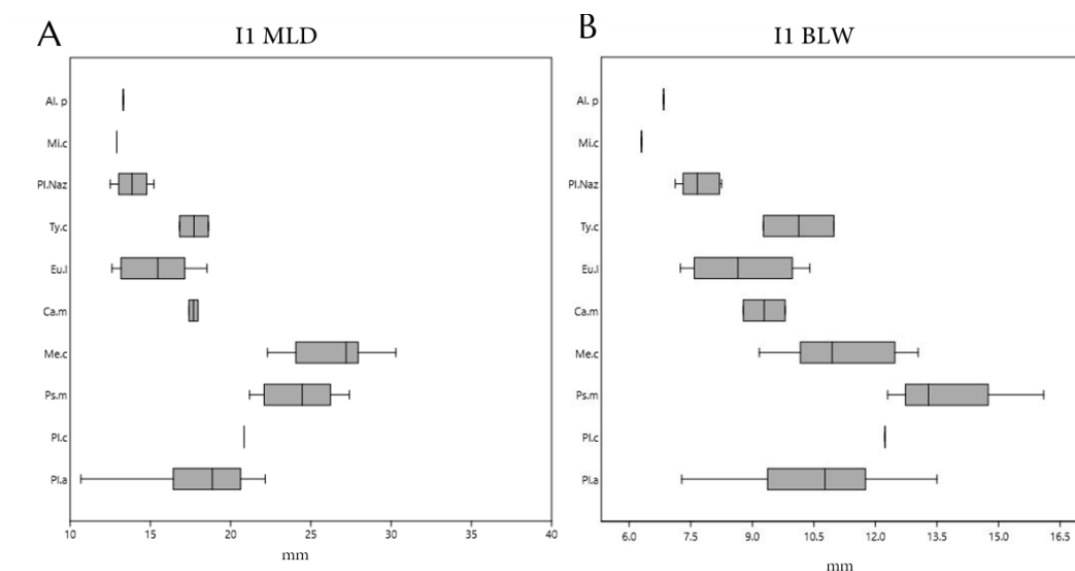


Figura 1. Anexo II. Box-plot de las medidas del I1 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae: **A.** muestra la distribución de la medida MDL del I1; **B.** muestra la distribución de la medida BLW del I1.

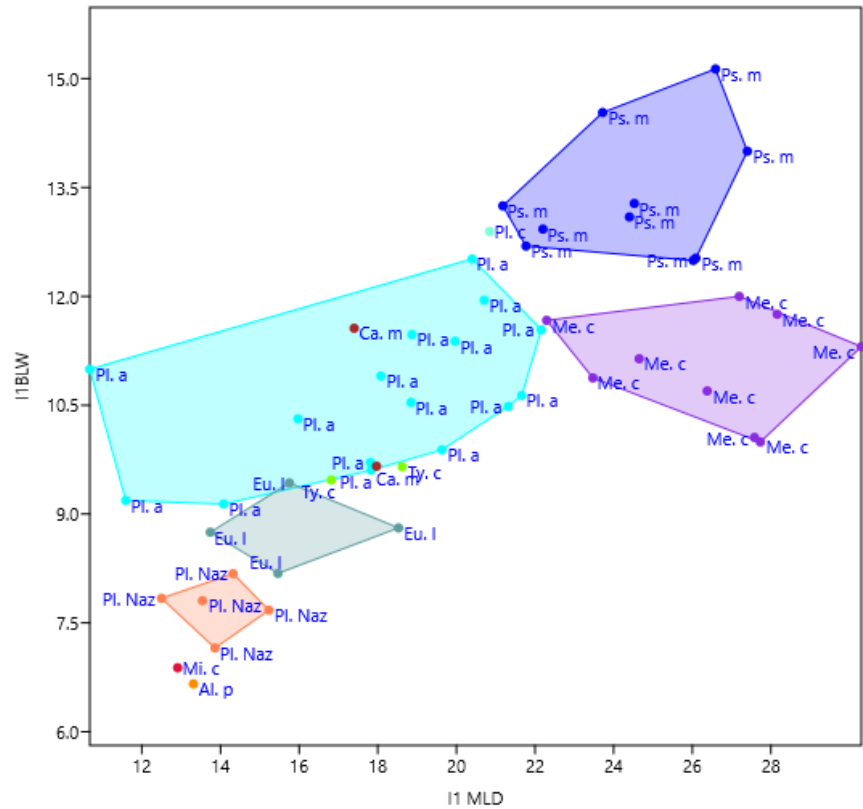


Figura 2. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del I1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.

P3	MDL				BLW			
	N	Media	σ	Error estándar	N	Media	σ	Error estándar
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	1	6,45	-	-	1	5,19	-	-
<i>Altitypotherium chucalense</i>	3	5,06	0,126	0,07	3	5,49	0,22	0,12
<i>Eotypotherium chico</i>	2	4,5	0,12	0,085	2	3,88	0,02	0,02
<i>Plesiotypotherium minus</i> (Cerdas)	5	5,79	0,23	0,1	5	6,23	1,29	0,58
<i>'Plesiotypotherium' sp.</i> (Nazareno)	5	6,872	1,46	0,65	6	5,89	0,776	0,31
<i>Plesiotypotherium achireense</i>	23	9,57	2,05	0,42	22	8,67	1,3	0,27
<i>Plesiotypotherium casireense</i>	2	10,61	0,21	0,15	2	8,76	1,21	0,86
<i>Typotheriopsis chasicoensis</i>	5	10,01	1,59	0,71	5	8,22	1,39	0,62
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	5	7,22	0,85	0,38	5	6,36	1,03	0,46
<i>Caraguatypotherium munozi</i>	2	7,6	2,06	1,46	2	6,24	0,22	0,15
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	1	9,93	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	18	12,52	0,212	0,15	18	8,8	0,84	0,22
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	3	13,09	1,37	0,79	2	12,1	3,12	2,21
<i>Mesotherium cristatum</i>	13	11,43	1,14	0,31	14	6,91	0,84	0,22

Tabla 2. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del P3 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. Abreviaturas: MDL, longitud mesiodistal; BLW, anchura bucolingual; σ =desviación típica; N=número de muestra.

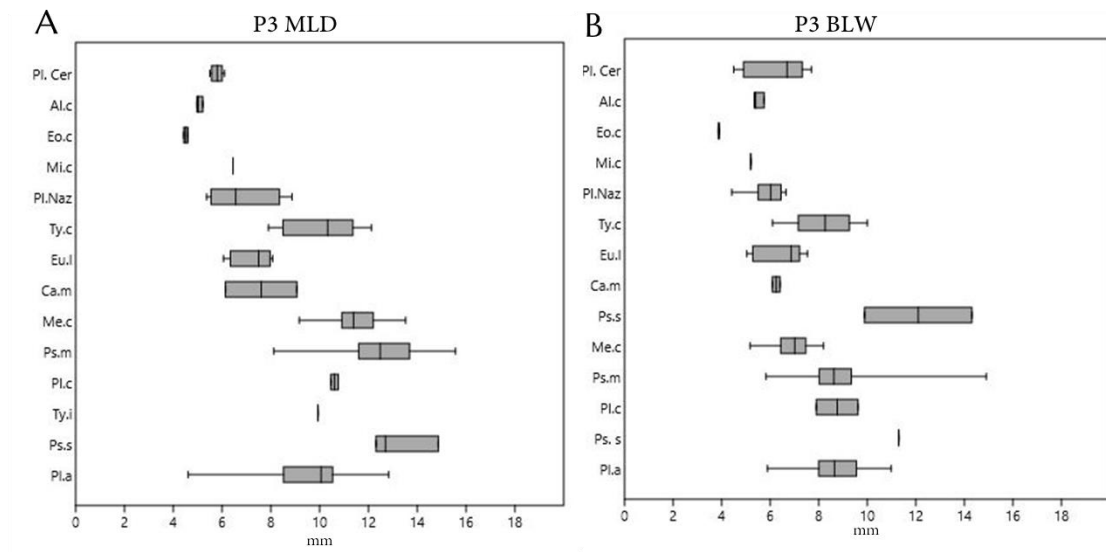


Figura 3. Anexo II. *Box-plot* de las medidas del P3 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae: **A.** muestra la distribución de la medida MDL del P3; **B.** muestra la distribución de la medida BLW del P3.

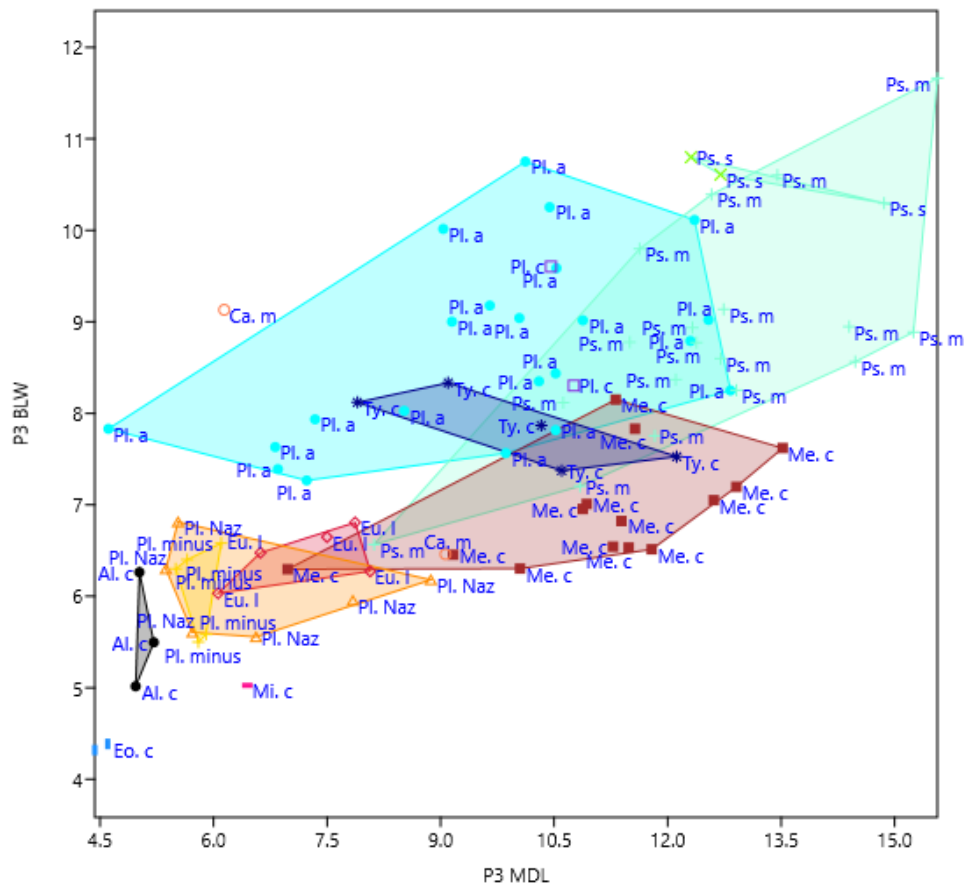


Figura 4. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del P3 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.

P4	MDL				BLW			
	N	Media	σ	Error estándar	N	Media	σ	Error estándar
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	1	7,02	-	-	1	6,87	-	-
<i>Altitypotherium chucalense</i>	3	7,325	0,6	0,3	3	7,35	0,24	0,14
<i>Eotypotherium chico</i>	2	5,02	0,39	0,28	2	5,59	0,19	0,14
<i>Plesiotypotherium minus</i> (Cerdas)	4	7,32	0,6	0,3	4	6,5	1,31	0,65
<i>Plesiotypotherium'</i> sp. (Nazareno)	5	6,9	0,9	0,41	5	6,87	0,73	0,32
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	27	10,99	2,49	0,47	26	10,4	1,55	0,3
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	2	11,9	0,06	0	2	11,75	2,16	1,53
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	4	11,79	2,9	1,45	4	9,52	0,48	0,24
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	4	8,63	0,44	0,22	4	8,9	0,83	0,41
<i>Caragatypotherium munozi</i>	2	9,36	1,44	1,02	2	8,25	0,67	0,47
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	19	16,17	2,65	0,6	19	10,47	2,16	1,53
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	3	18,28	2,03	1,17	3	13,59	1,54	0,89
<i>Mesotherium cristatum</i>	16	17,61	2,59	0,64	13	8,57	1,2	0,33

Tabla 3. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del P4 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. Abreviaturas: MDL, longitud mesiodistal; BLW, anchura bucolingual; σ =desviación típica; N=número de muestra.

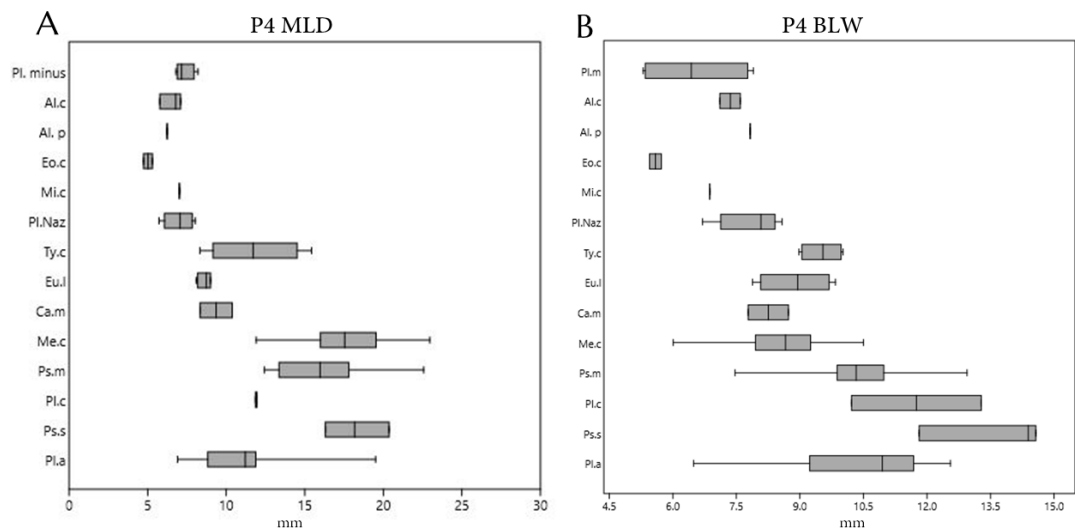


Figura 5. Anexo II. Box-plot de las medidas del P4 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae: **A.** muestra la distribución de la medida MDL del P4; **B.** muestra la distribución de la medida BLW del P4.

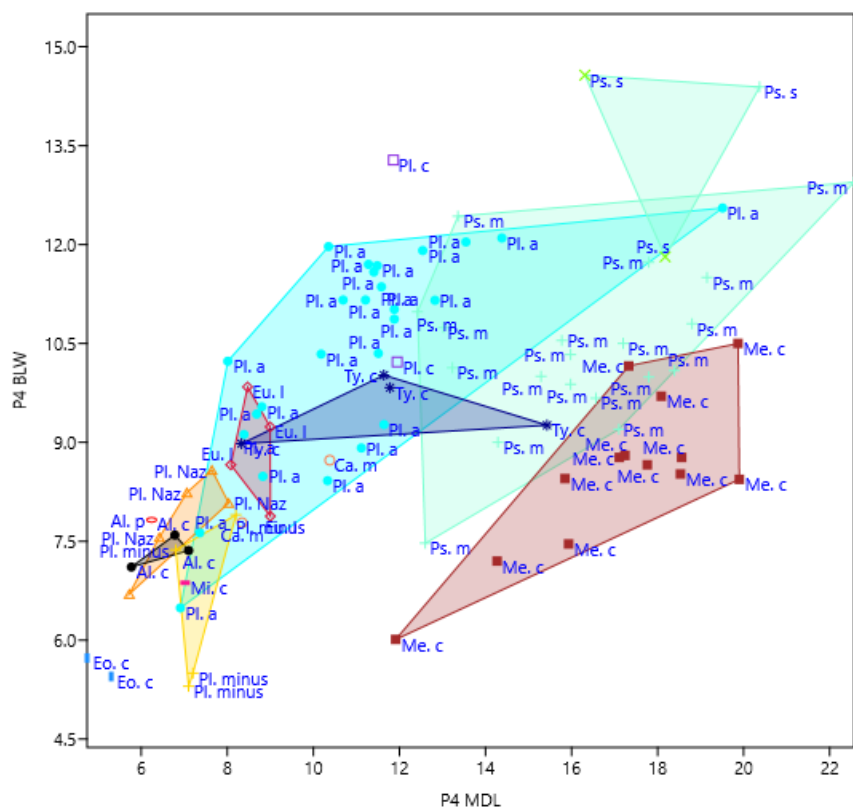


Figura 6. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del P4 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.

M1	MDL				BLW			
	N	Media	σ	Error estándar	N	Media	σ	Error estándar
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	1	11.785	-	-	1	8.325	-	-
<i>Altitypotherium paucidens</i>	1	12,63	-	-	1	8,67	-	-
<i>Altitypotherium chucalense</i>	2	11,46	0,77	0,54	2	8,76	0,17	0,12
<i>Eotypotherium chico</i>	2	8,35	1,14	0,81	2	6,38	0,39	0,28
<i>Plesiotypotherium minus</i> (Cerdas)	4	10,09	0,76	0,38	4	7,42	1,75	0,87
<i>Plesiotypotherium</i> ' sp. (Nazareno)	7	11,19	1,2	0,45	7	8,64	1,37	0,52
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	27	17,42	2,24	0,43	27	11,39	1,25	1,02
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	2	18,18	0,41	0,29	2	12,45	0,99	0,7
<i>Typotheriopsis chasicoensis</i>	3	17,07	1,35	0,78	3	10,4	0,45	0,26
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	4	14,6	0,52	0,26	4	9,77	0,51	0,25
<i>Caraguatypotherium munozi</i>	1	15.335	-	-				
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	1	22,7	-	-	1	15,07	-	-
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	20	21,74	2,6	0,58	20	10,63	0,96	0,21
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	4	23,44	2,95	1,47	2	13,26	2,05	1,02
<i>Mesotherium cristatum</i>	15	22,5	2,7	0,7	15	10,09	1,05	0,27

Tabla 4. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del M1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. Abreviaturas: MDL, longitud mesiodistal; BLW, anchura bucolingual; σ =desviación típica; N=número de muestra.

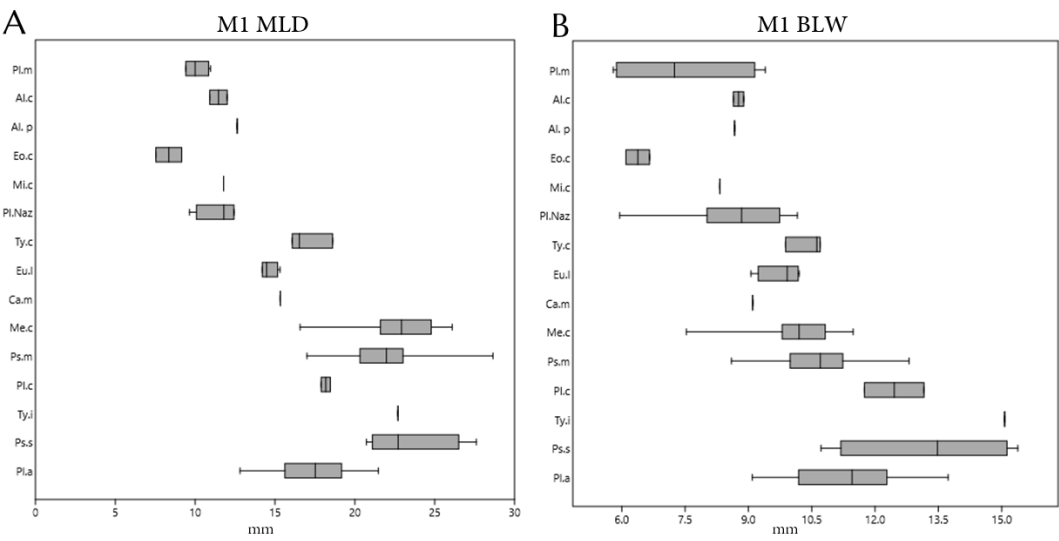


Figura 7. Anexo II. *Box-plot* de las medidas del M1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae: **A.** muestra la distribución de la medida MDL del M1; **B.** muestra la distribución de la medida BLW del M1.

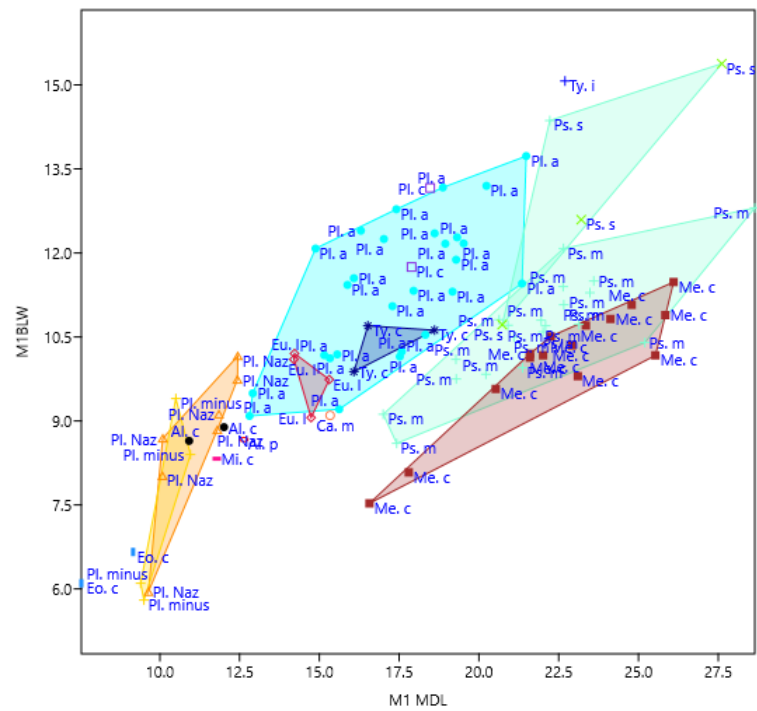


Figura 8. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del M1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.

M2	MDL				BLW			
	N	Media	σ	Error estándar	N	Media	σ	Error estándar
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	1	14,44	-	-	1	8,34	-	-
<i>Altityotherium chucalense</i>	2	13,6	1,29	0,9	2	8,68	0,35	0,25
<i>Eotypotherium chico</i>	2	9,8	0,34	0,24	2	6,38	0,4	0,28
<i>Plesiotypotherium minus</i> (Cerdas)	8	12,79	1,95	0,69	8	8,44	1,59	0,56
<i>Plesiotypotherium'</i> sp. (Nazareno)	7	12,72	1,37	0,51	7	9,11	0,98	0,37
<i>Plesiotypotherium achireense</i>	28	18,23	1,97	0,37	28	11,37	1,26	0,23
<i>Plesiotypotherium casireense</i>	2	19,975	0,07	0	2	12,905	0,13	0,09
<i>Typotheriopsis chasicoensis</i>	4	18,16	1,38	0,69	4	10,99	0,69	0,34
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	4	16,35	0,25	0,12	4	10,26	0,7	0,35
<i>Caragatypotherium munozi</i>	1	16,63	-	-	1	10,77	-	-
<i>Typotheriopsis internum</i>	1	24,65	-	-	1	14,2	-	-
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	21	22,67	2,38	0,51	20	11,11	1,02	0,22
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	4	23,69	2,17	1,08	4	12,99	2,06	1,03
<i>Mesotherium cristatum</i>	17	23,33	2,75	0,66	16	10,83	1,34	0,33

Tabla 5. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del M2 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. Abreviaturas: MDL, longitud mesiodistal; BLW, anchura bucolingual; σ =desviación típica; N=número de muestra.

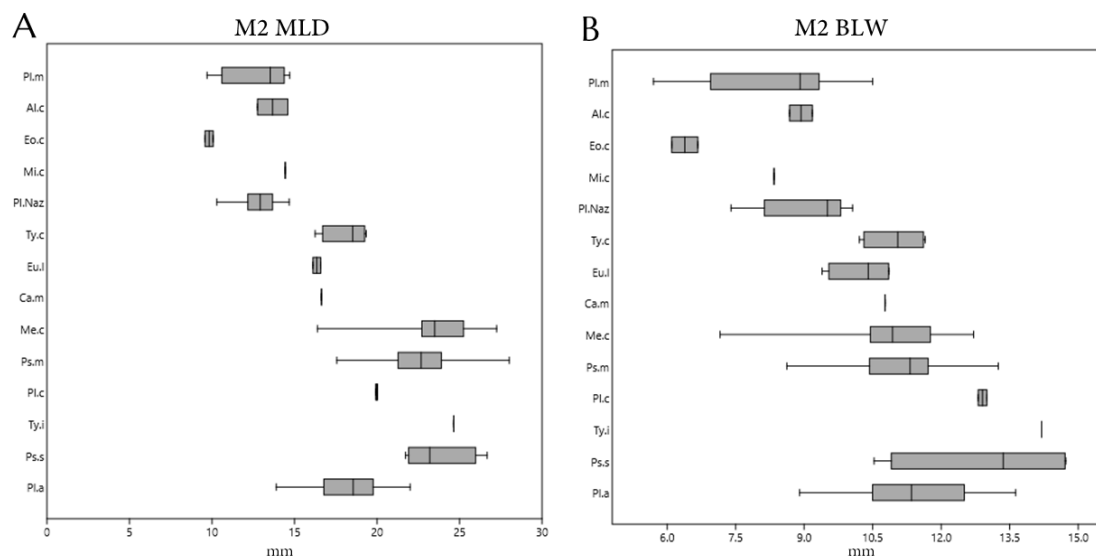


Figura 9. Anexo II. Box-plot de las medidas del M2 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae: **A.** muestra la distribución de la medida MDL del M2; **B.** muestra la distribución de la medida BLW del M2.

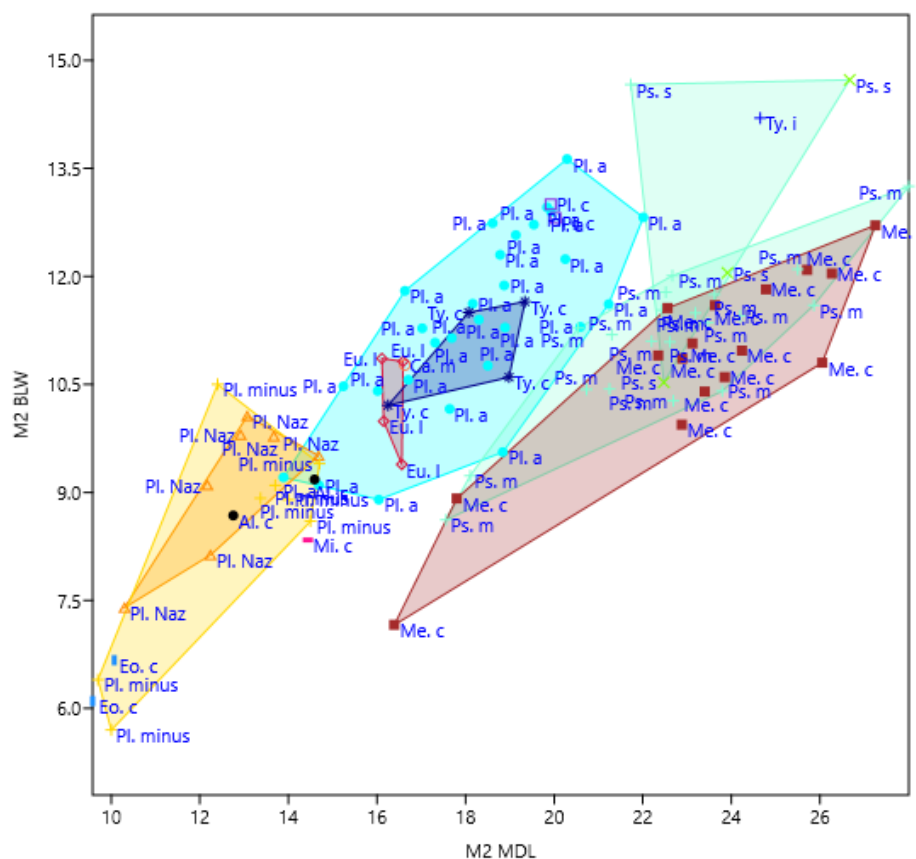


Figura 10. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del M2 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.

M3	MDL				BLW			
	N	Media	σ	Error estándar	N	Media	σ	Error estándar
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	1	14,98	-	-	1	7,76	-	-
<i>Altitypotherium paucidens</i>	1	13,85	-	-	1	8,53	-	-
<i>Altitypotherium chucalense</i>	2	14.975	2,43	1,7	2	8.145	0,38	0,27
<i>Eotypotherium chico</i>	2	9.975	0,33	0,235	2	5,5	0,45	0,32
<i>Plesiotypotherium minus</i> (Cerdas)	5	14,71	1,56	0,7	5	8,26	0,66	0,29
<i>'Plesiotypotherium'</i> sp, (Nazareno)	4	13,7	0,76	0,38	4	8,56	0,92	0,46
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	28	18,66	3,39	0,64	28	10,7	1,25	0,23
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	2	21.535	0,4	0,285	2	12,33	1,06	0,75
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	4	19,71	1,77	0,89	4	10,55	0,23	0,11
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	4	18,54	0,7	0,35	4	10,02	0,77	0,38
<i>Caraguantypotherium munozi</i>	1	17,44	-	-	1	9,54	-	-
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	1	25,66	-	-	1	13,94	-	-
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	20	21,36	2,41	0,54	20	10,62	1,07	0,755
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	4	24,88	3,03	1,51	4	12,95	1,84	0,92
<i>Mesotherium cristatum</i>	16	22,71	3,57	0,89	16	10,97	1,52	0,38

Tabla 6. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del M3 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. Abreviaturas: MDL, longitud mesiodistal; BLW, anchura bucolingual; σ =desviación típica; N=número de muestra.

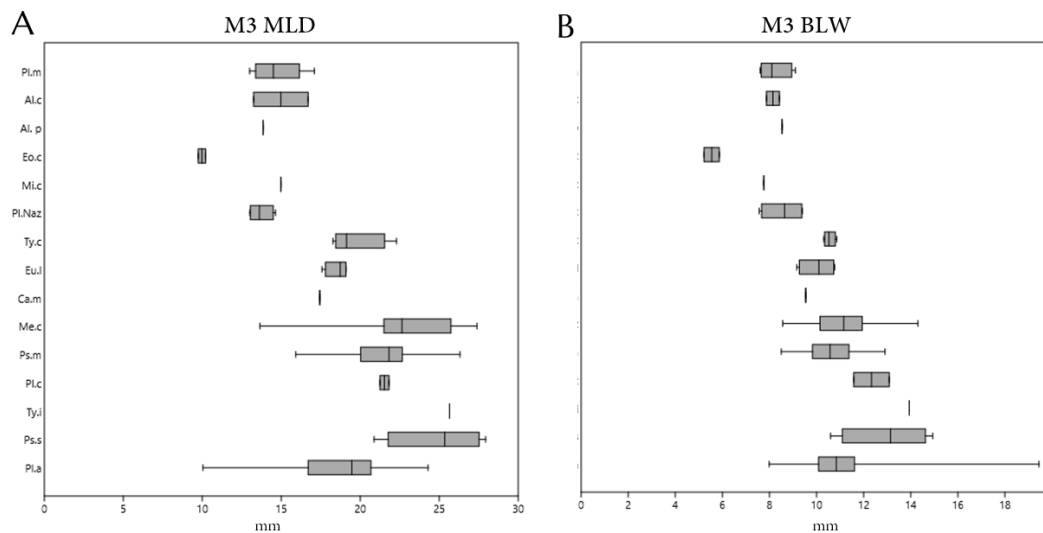


Figura 11. Anexo II. *Box-plot* de las medidas del M3 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae: **A.** muestra la distribución de la medida MDL del M3; **B.** muestra la distribución de la medida BLW del M3.

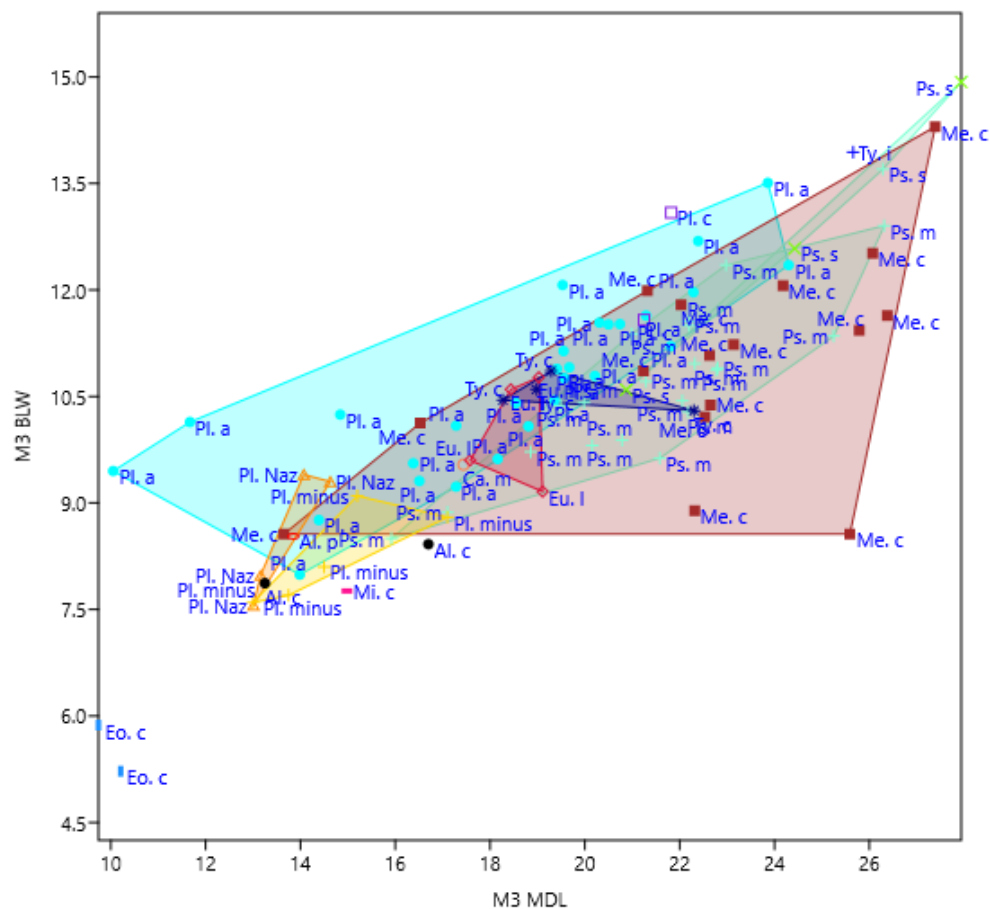


Figura 12. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del M3 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.

i1	MDL				BLW			
	N	Media	σ	Error estándar	N	Media	σ	Error estándar
<i>Altitypotherium paucidens</i>	2	7,19	0,14	0,1	2	4,85	0,01	0,01
<i>Plesiotypotherium minus</i> (Cerdas)	1	8,3	-	-	1	5,9	-	-
<i>Plesiotypotherium'</i> sp. (Nazareno)	2	8,33	1,17	0,83	2	5,77	0,62	5,77
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	16	10,63	1,24	0,31	16	6,57	0,86	0,21
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	2	13,32	1,33	0,94	2	8,48	0,77	0,55
<i>Typotheriopsis chasicoensis</i>	3	18,46	11,41	6,59	3	7,22	3,21	1,85
<i>Eutyptotherium lehmannitschei</i>	3	11,26	6,46	3,73	3	6,84	3,01	1,74
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	2	20,66	1,65	1,13	2	16,14	4,61	3,26
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	11	16,41	4,27	1,28	11	9,2	1,63	0,49
<i>Mesotherium cristatum</i>	9	22,11	3,34	1,11	9	8,8	0,56	0,18

Tabla 7. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del i1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. Abreviaturas: MDL, longitud mesiodistal; BLW, anchura bucolingual; σ =desviación típica; N=número de muestra.

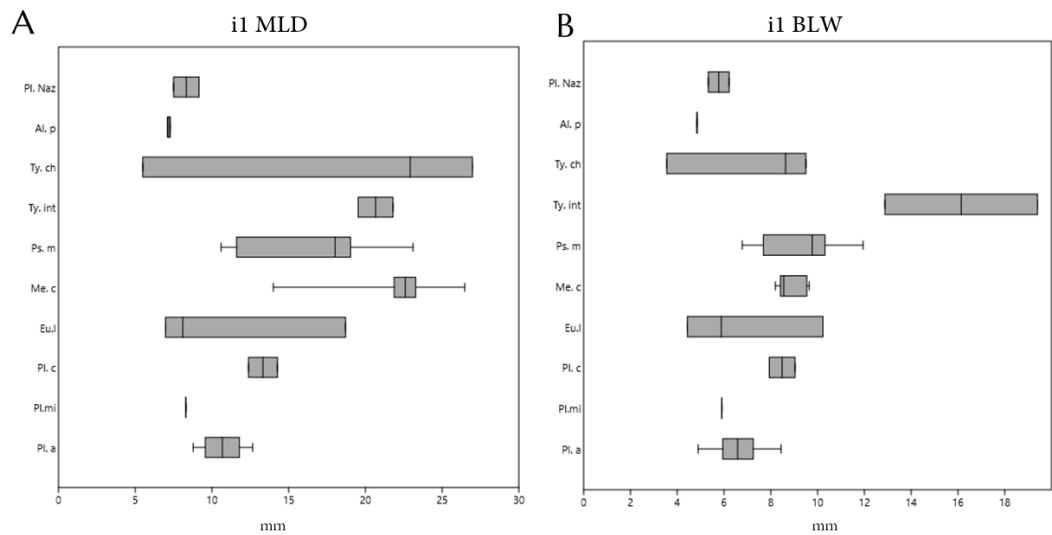


Figura 13. Anexo II. Box-plot de las medidas del i1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae: A. muestra la distribución de la medida MDL del i1; B. muestra la distribución de la medida BLW del i1.

ANEXO II. CAPÍTULO IV. DESCRIPCIÓN DENTAL E INFERENCIAS DENTARIAS EVOLUTIVAS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE

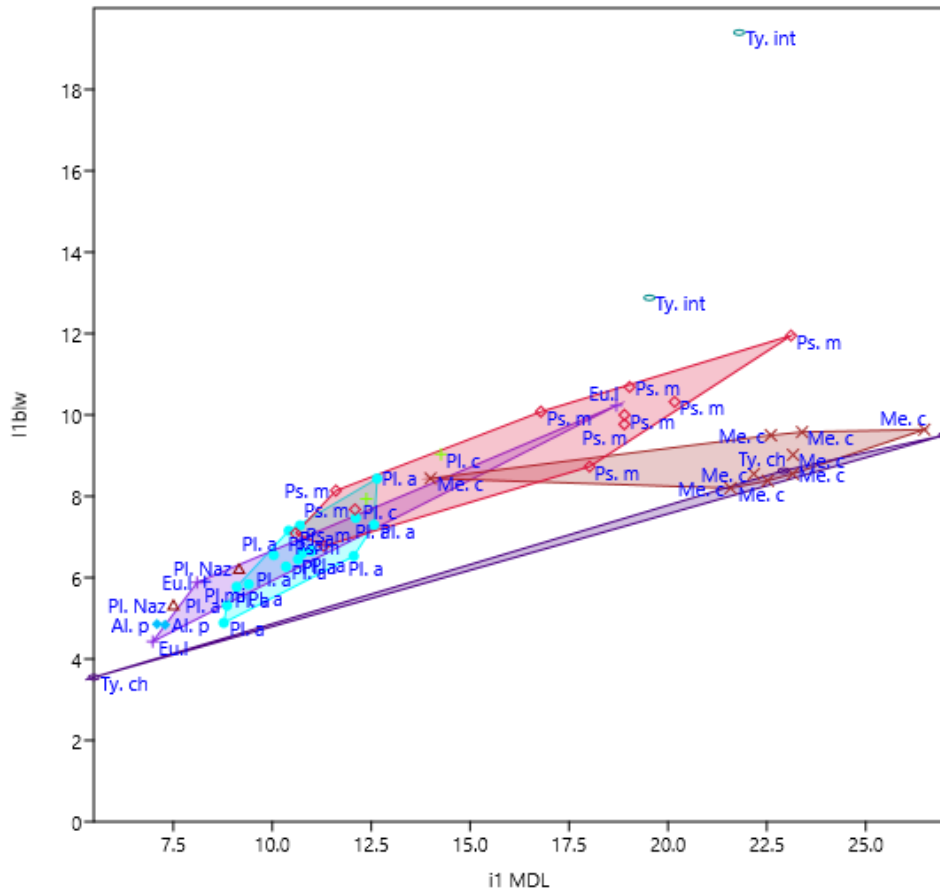


Figura 14. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del i1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.

i2	MDL				BLW			
	N	Media	σ	Error estándar	N	Media	σ	Error estándar
<i>Altitypotherium paucidens</i>	2	4,75	0,03	0,02	2	3,76	-	-
<i>Plesiotypotherium minus</i>	1	5,5	-	-	1	3,6	-	-
<i>'Plesiotypotherium'</i> sp. (Nazareno)	1	4,68	-	-	1	3,27	-	-
<i>Plesiotypotherium achirense</i>	15	6.965	1,38	0,35	15	1,73	0,67	0,17
<i>Plesiotypotherium casirense</i>	2	8,42	1,4	0,99	2	6,12	0,04	0,03
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	2	6,1	0,24	0,17	2	3,95	0,82	0,58
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	2	5,5	1,3	0,92	2	4,34	1,07	0,76
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	2	5,56	1,33	0,94	2	8,69	2,13	1,51
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	11	5,46	1,03	0,31	11	5,91	1,65	0,49
<i>Mesotherium cristatum</i>	6	4,99	0,79	0,32	6	4,94	1,02	0,41

Tabla 8. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del i2 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. Abreviaturas: MDL, longitud mesodistal; BLW, anchura bucolingual; σ =desviación típica; N=número de muestra.

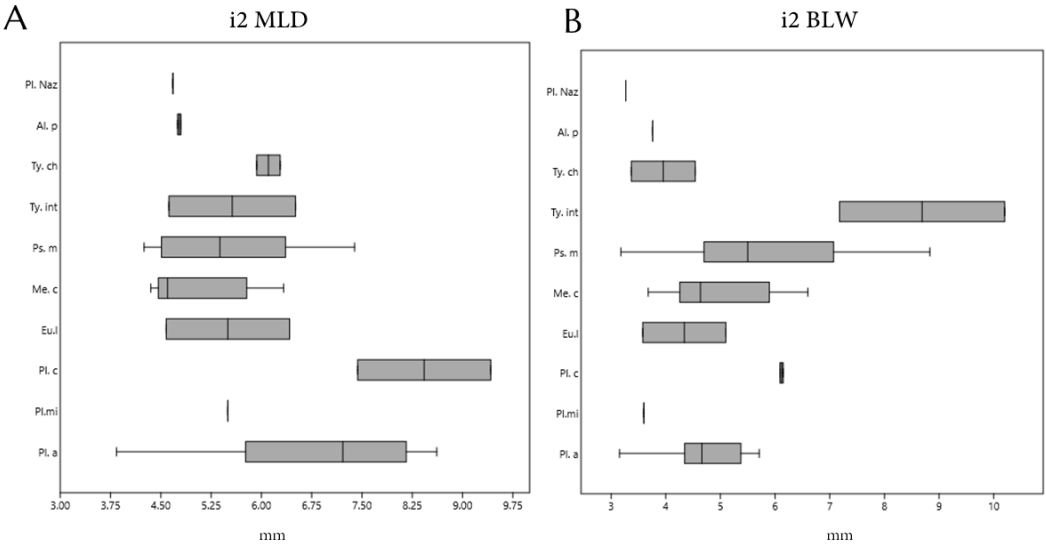


Figura 15. Anexo II. *Box-plot* de las medidas del i2 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae: **A.** muestra la distribución de la medida MDL del i2; **B.** muestra la distribución de la medida BLW del i2.

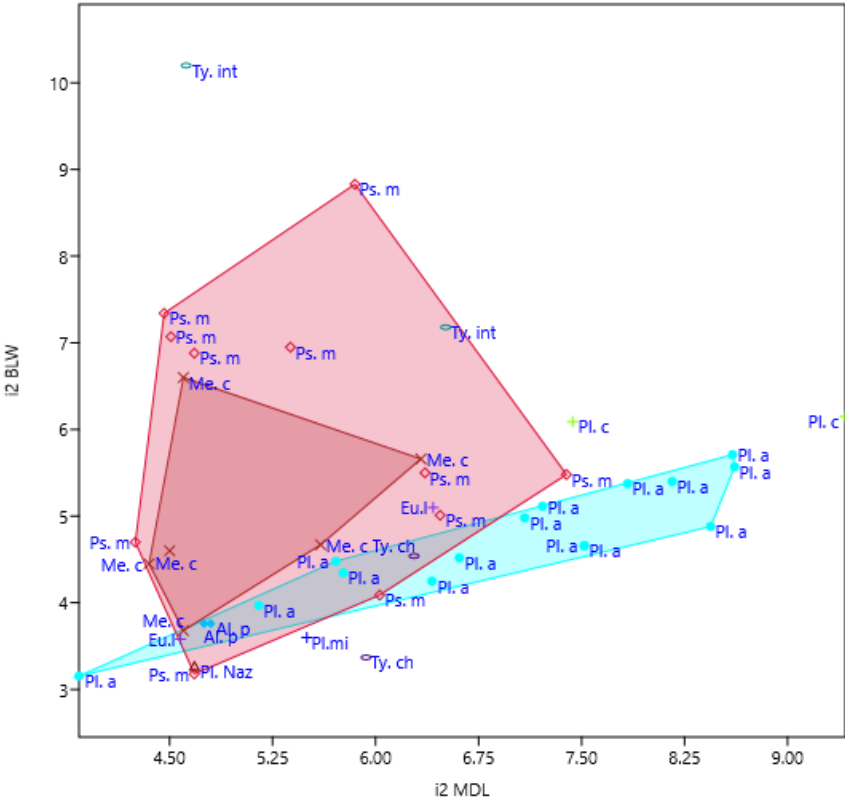


Figura 16. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del i2 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.

p4	MDL				BLW			
	N	Media	σ	Error estándar	N	Media	σ	Error estándar
<i>Altitypotherium paucidens</i>	2	7,68	0,53	0,38	2	4,88	0,1	0,07
<i>Altitypotherium chucalense</i>	2	7	0,11	0,08	2	4,95	0,28	0,2
<i>Plesiotypotherium minus</i> (Cerdas)	2	8,1	0,15	0,11	2	5,46	0,05	0,04
<i>Plesiotypotherium'</i> sp. (Nazareno)	1	8,45	-	-	1	6,13	-	-
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	24	10,93	1,73	0,35	24	7,48	1,1	0,22
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	2	12,98	0,48	0,35	2	9,3	0,23	0,165
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	5	12,7	4,7	2,13	5	7,17	2,4	1,09
<i>Eutyptotherium lehmannschei</i>	3	11,25	4,32	2,49	3	7,13	2,35	1,35
<i>Caraguatyptotherium munozi</i>	1	8,45	-	-	1	6,6	-	-
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	2	19,94	2,31	19,94	2	12,62	1,15	0,82
<i>Pseudotyptotherium maendrum</i>	13	14,09	2,99	0,83	13	8,97	1,7	0,47
<i>Pseudotyptotherium insigne</i>	1	19,77	-	-	1	11,09	-	-
<i>Pseudotyptotherium subinsigne</i>	1	15,77	-	-	1	10,68	-	-
<i>Mesotherium cristatum</i>	17	14,7	2,07	0,5	17	8,78	1,08	0,26

Tabla 9. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del p4 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. Abreviaturas: MDL, longitud mesiodistal; BLW, anchura bucolingual; σ =desviación típica; N=número de muestra.

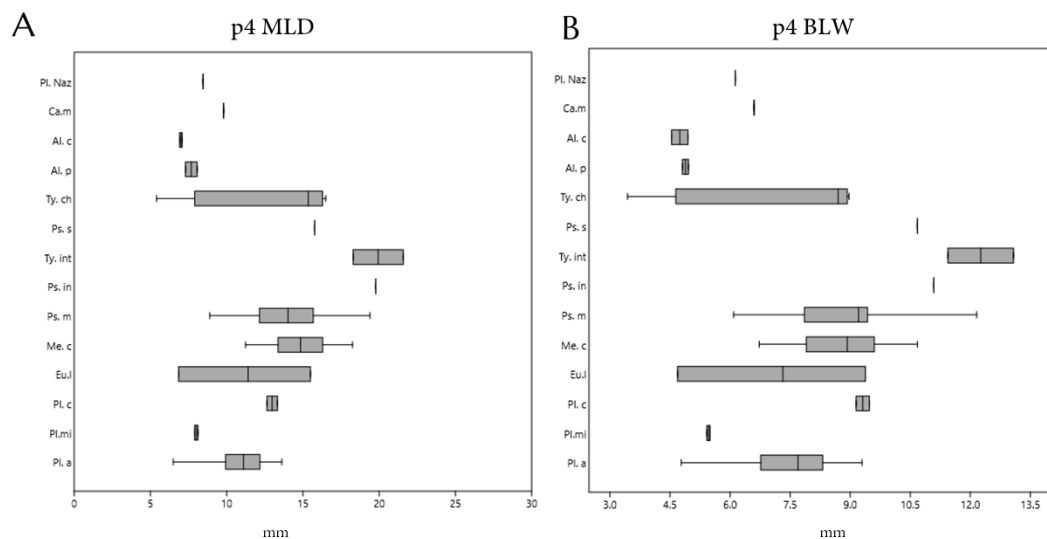


Figura 17. Anexo II. Box-plot de las medidas del p4 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae: **A.** muestra la distribución de la medida MDL del p4; **B.** muestra la distribución de la medida BLW del p4.

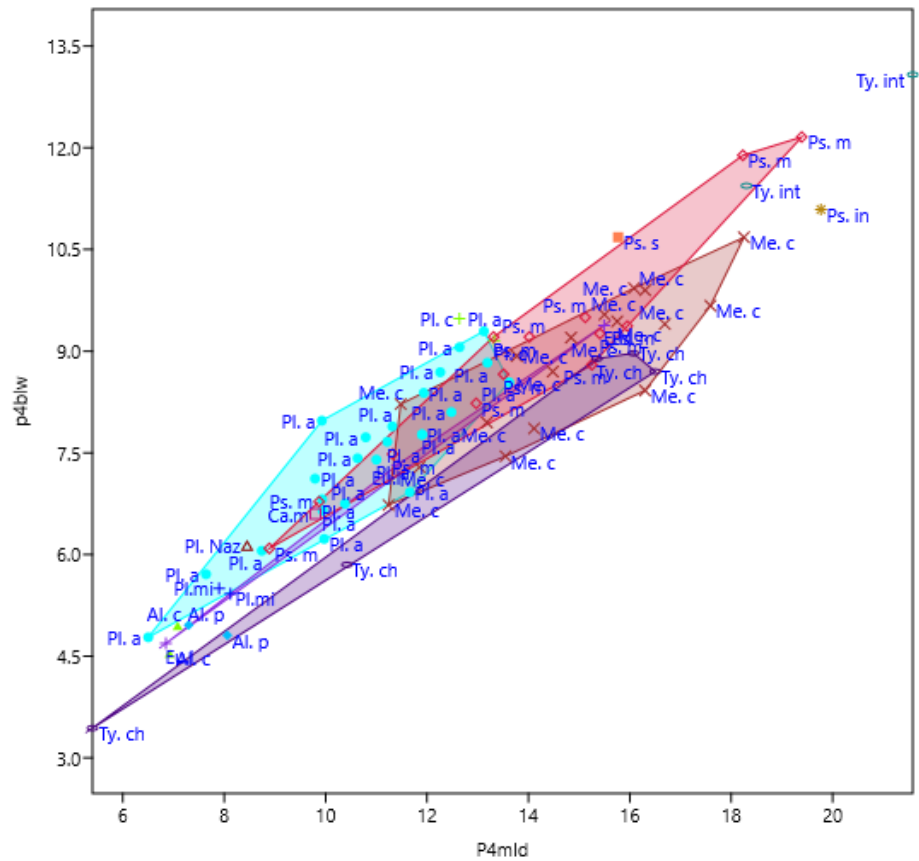


Figura 18. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del p4 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.

m1	MDL				BLW			
	N	Media	σ	Error estándar	N	Media	σ	Error estándar
<i>Altitypothierium paucidens</i>	2	7,68	0,53	0,38	2	4,88	0,1	0,07
<i>Altitypothierium chucalense</i>	2	7	0,11	0,08	2	4,95	0,28	0,2
<i>Plesiotypotherium minus</i> (Cerdas)	2	8,1	0,15	0,11	2	5,46	0,05	0,04
<i>'Plesiotypotherium'</i> sp. (Nazareno)	1	8,45	-	-	1	6,13	-	-
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	24	10,93	1,73	0,35	24	7,48	1,1	0,22
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	2	12,98	0,48	0,35	2	9,3	0,23	0,165
<i>Typotheriopsis chasicoensis</i>	5	12,7	4,7	2,13	5	7,17	2,4	1,09
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	3	11,25	4,32	2,49	3	7,13	2,35	1,35
<i>Caraguatypotherium munozi</i>	1	8,45	-	-	1	6,6	-	-
<i>'Typotheriopsis'</i> internum	2	19,94	2,31	19,94	2	12,62	1,15	0,82
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	13	14,09	2,99	0,83	13	8,97	1,7	0,47
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	1	19,77	-	-	1	11,09	-	-
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	1	15,77	-	-	1	10,68	-	-
<i>Mesotherium cristatum</i>	17	14,7	2,07	0,5	17	8,78	1,08	0,26

Tabla 10. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del m1 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. Abreviaturas: MDL, longitud mesiodistal; BLW, anchura bucolingual; σ =desviación típica; N=número de muestra.

265

m2	MDL				BLW			
	N	Media	σ	Error estándar	N	Media	σ	Error estándar
<i>Eotypotherium chico</i>	2	8,7	0,16	0,11	2	4,72	0,11	0,08
<i>Altitypotherium paucidens</i>	3	10,97	1,47	0,85	3	6,14	0,53	0,3
<i>Altitypotherium chucalense</i>	2	10,7	0,08	0,06	2	5,84	0,21	0,15
<i>Plesiotypotherium minus</i> (Cerdas)	2	12,77	0,18	0,13	2	6,51	0,11	0,08
<i>Plesiotypotherium</i> sp. (Nazareno)	4	10,93	0,5	0,28	4	7,26	0,93	0,46
<i>Plesiotypotherium achirense</i>	24	15,85	1,87	0,38	24	8,59	1,09	0,23
<i>Plesiotypotherium casirense</i>	2	17,51	0,04	0,03	2	9,58	0,65	0,46
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	5	17,5	5,15	2,3	5	7,3	1,22	0,54
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	2	15,77	5,19	3,67	2	7,04	0,39	0,28
<i>Caraguatypotherium munozi</i>	3	13,65	0,11	0,06	3	6,52	0,48	0,28
<i>Typotheriopsis</i> 'internum'	2	26,87	5,7	4,05	2	10,42	0,39	0,28
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	12	17,5	3,75	1,08	12	7,39	1,36	0,39
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	1	23,98	-	-	1	9,26	-	-
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	1	23,7	-	-	1	9,98	-	-
<i>Mesotherium cristatum</i>	23	20,06	2,36	0,49	23	7,66	0,77	0,16

Tabla 11. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del m2 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. Abreviaturas: MDL, longitud mesiodistal; BLW, anchura bucolingual; σ =desviación típica; N=número de muestra.

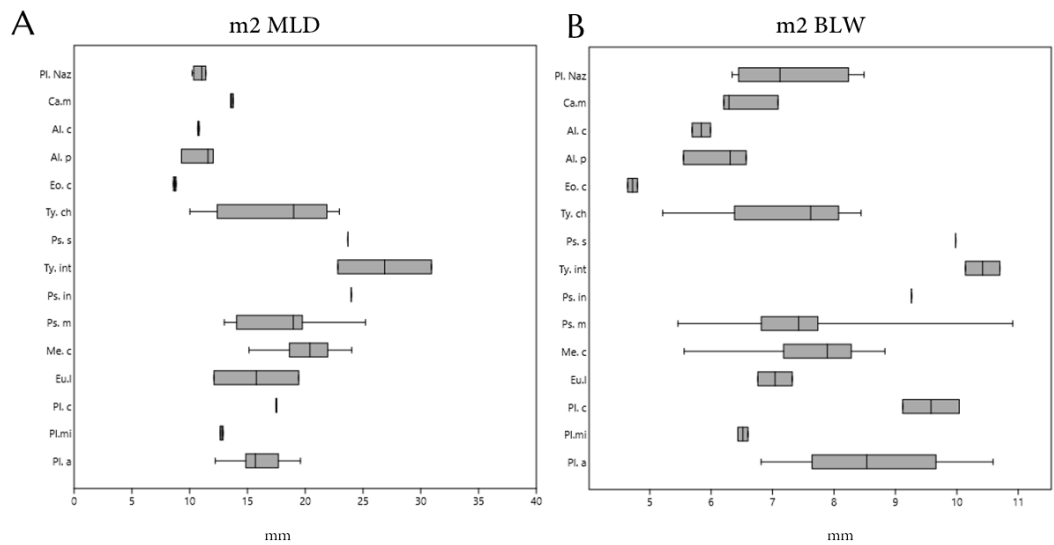


Figura 21. Anexo II. Box-plot de las medidas del m2 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae: **A.** muestra la distribución de la medida MDL del m2; **B.** muestra la distribución de la medida BLW del m2.

ANEXO II. CAPÍTULO IV. DESCRIPCIÓN DENTAL E INFERENCIAS DENTARIAS EVOLUTIVAS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE

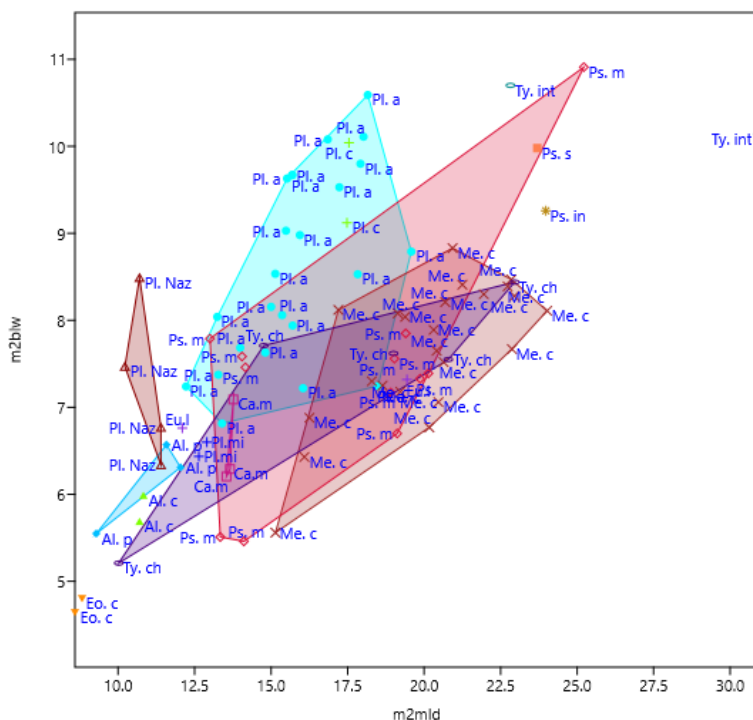


Figura 22. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del m2 de distintas taxones de la subfamilia Mesotheriinae.

m3	MDL				BLW			
	N	Media	σ	Error estándar	N	Media	σ	Error estándar
<i>Eotypotherium chico</i>	1	10,24	-	-	1	4,13	-	-
<i>Altitypotherium paucidens</i>	2	15,78	0,43	0,3	2	5,8	0,04	0,03
<i>Altitypotherium chucalense</i>	1	13,4	-	-	1	5,47	-	-
<i>Plesiotypotherium minus</i> (Cerdas)	2	18,22	1,09	0,77	2	5,8	0,28	0,2
<i>Plesiotypotherium' sp.</i> , (Nazareno)	5	14,98	3,93	1,76	5	6,08	1,26	0,56
<i>Plesiotypotherium achireense</i>	16	21,6	2,82	0,7	16	7,65	0,88	0,22
<i>Plesiotypotherium casireense</i>	2	23,67	2,28	1,61	2	8,95	0,26	0,18
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	5	23,27	6,39	2,85	5	7,12	1,52	0,68
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	2	22,19	5,02	3,55	2	6,7	1,18	0,83
<i>Caraguatypotherium munozi</i>	1	17,4	-	-	1	5,73	-	-
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	2	29,25	0,63	0,45	2	8,75	0,1	0,07
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	10	21,25	4,65	1,47	10	6,67	0,76	0,24
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	1	31,54	-	-	1	8,41	-	-
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	1	28,02	-	-	1	10,16	-	-
<i>Mesotherium cristatum</i>	21	26,48	2,59	0,56	21	7,68	0,71	0,15

Tabla 12. Anexo II. Tabla estadística de las medidas del m3 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae. Abreviaturas: MDL, longitud mesiodistal; BLW, anchura bucolingual; σ =desviación típica; N=número de muestra

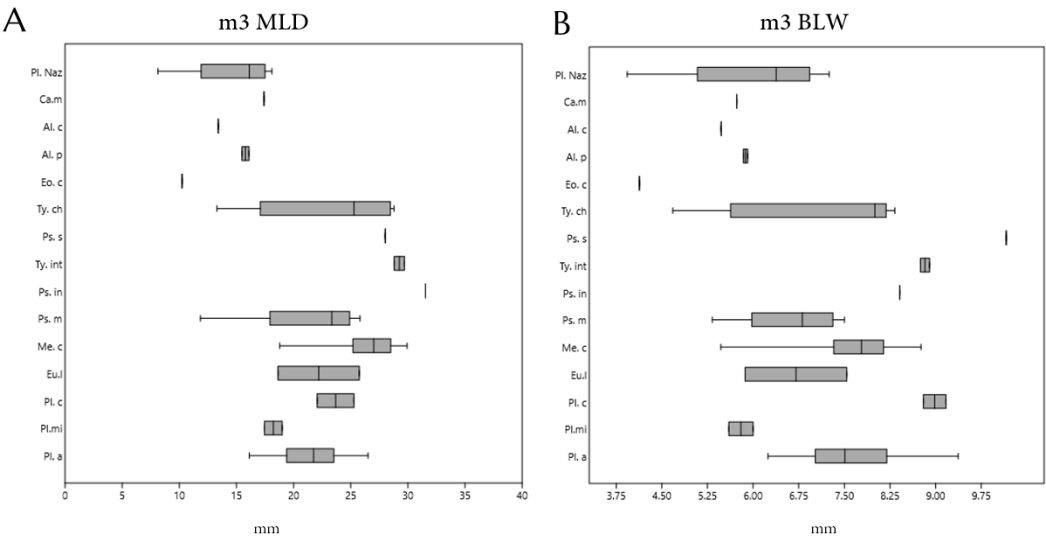


Figura 21. Anexo II. *Box-plot* de las medidas del m3 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae: **A.** muestra la distribución de la medida MDL del m3; **B.** muestra la distribución de la medida BLW del m3.

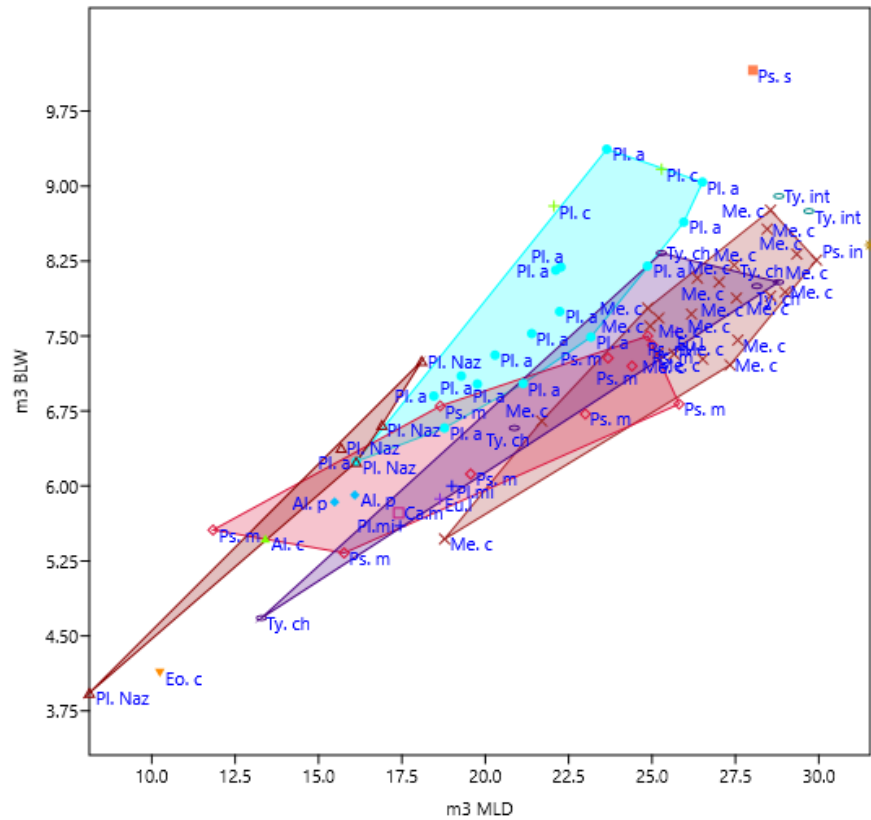


Figura 24. Anexo II. Gráfico de dispersión de las medidas del m3 de distintos taxones de la subfamilia Mesotheriinae.

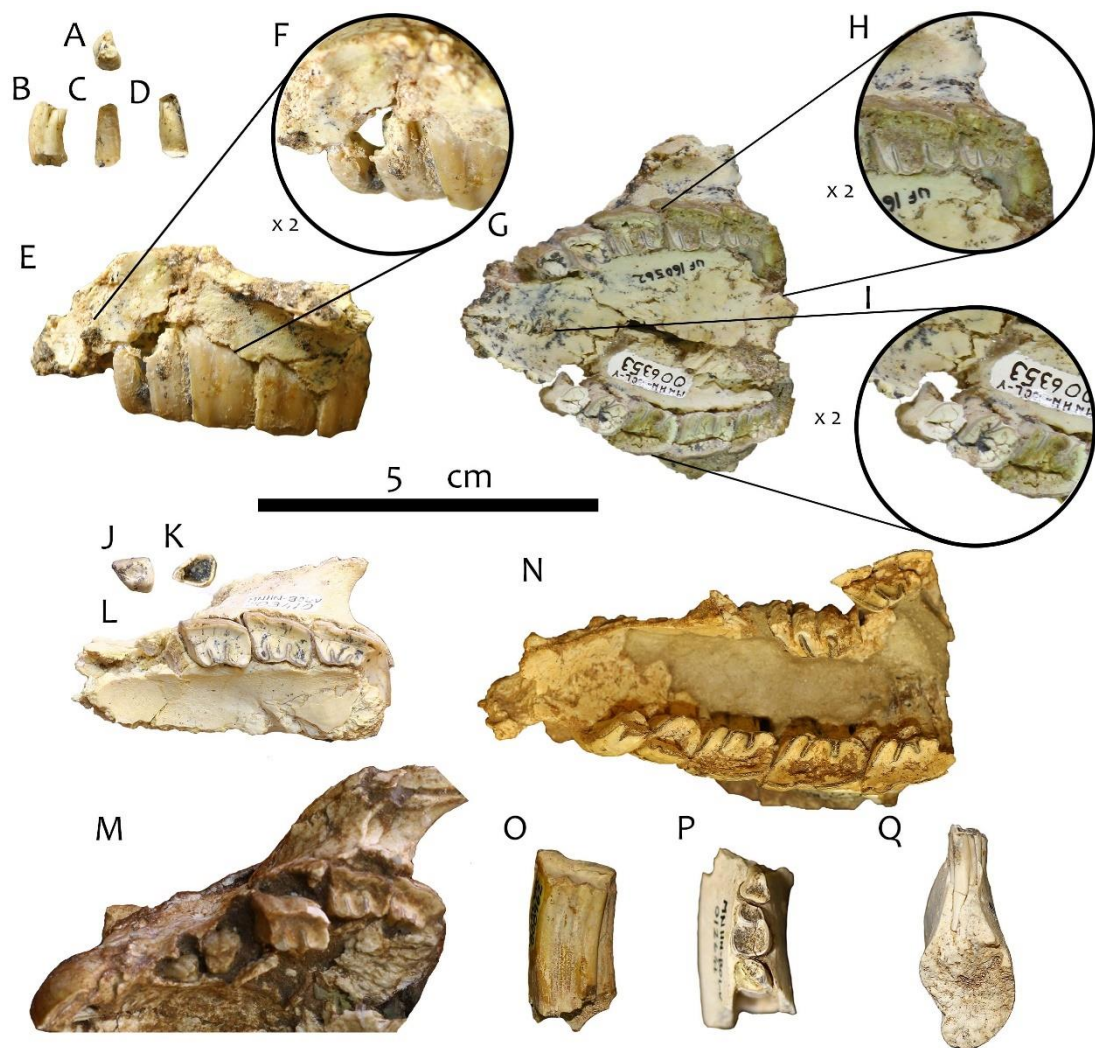


Figura 25. Anexo II. Maxilares y mandíbulas de distintos ejemplares de mesoterios mostrando algunos cambios ontogenéticos de premolares y molares superiores e inferiores. **A-D.** vistas del dp3 con raíces cerradas de *Microtypotherium* cf. *choquecotense* (MNHN Bol V 6353) en vista ventral (**A**), en vista labial (**B**), en vista mesial (**C**), en vista lingual (**D**); **E.** maxilar del mismo ejemplar en vista lateral izquierda; **F.** vista dorsal de las raíces de DP3, y DP4 del mismo ejemplar con raíces cerradas; **G-I.** maxilar del mismo ejemplar en vista ventral; detalle del M3 son metastilo desarrollado (**H**), detalle de DP3 y DP4 (bilobulado) (**I**); **J-L.** vista oclusal de P4 de *Microtypotherium* cf. *choquecotense* (MNHN Bol V 3410) (**J**); **K.** vista ventral del P4; **L.** vista oclusal del maxilar P4-M3; **M.** maxilar con M1-M3; **N.** Maxilar de *Microtypotherium* cf. *choquecotense* (MNHN Bol V 3349) con P3, P4, M1-M3 izquierdos; **O.** maxilar de *Microtypotherium* cf. *choquecotense* (MNHN Bol V 3393) con P4-M3 derechos y M2, M3 izquierdos; **P.** maxilar de *Plesiotypotherium* cf. *achirensense* (MNHN Bol V 8962) en vista lingual mostrando como aumenta el desarrollo distal del metastilo con la ontogenia; **Q.** fragmento de mandíbula de *Plesiotypotherium* cf. *achirensense* (MNHN Bol V 12641); en vista oclusal (**P**), en vista rostral (**Q**), en vista rostral.

ANEXO III

Capítulo VII. Descripción anatómica craneal, mandibular y del esqueleto poscraneal de distintos taxones de la familia Mesotheriidae

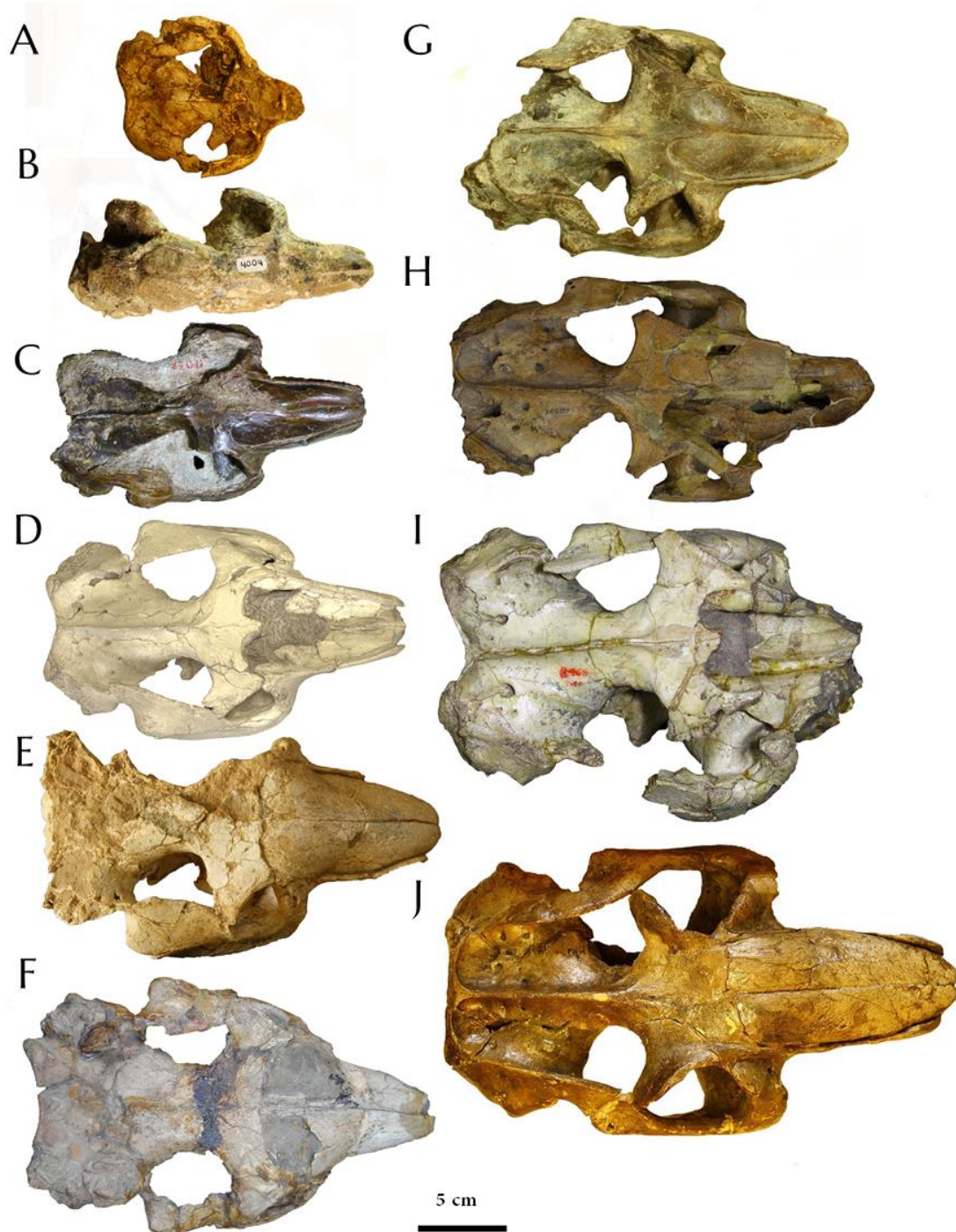


Figura 1. Anexo III. Cráneos en vista dorsal de la subfamilia Mesotheriinae. **A.** *Microtypotherium choquecotense* (MNHN Bol V 3349); **B.** *Caragatypotherium munozj* (SGOPV 22500, holotipo); **C.** *Eutypotherium lehmannitschei* (=Eu. *superans* MACN PV 11079, holotipo); **D.** *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH 26, holotipo); **E.** *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **F.** *Typotheriopsis chasicoensis* (=Ty *silveyrai*, MLP 36-XII-10-2, holotipo); **G.** *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962); **H.** *Pseudotypotherium maendrum* (AMNHN 14509) imagen especular; **I.** *Pseudotypotherium subinsigne* (MACN PV 8969, holotipo); **J.** *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo).

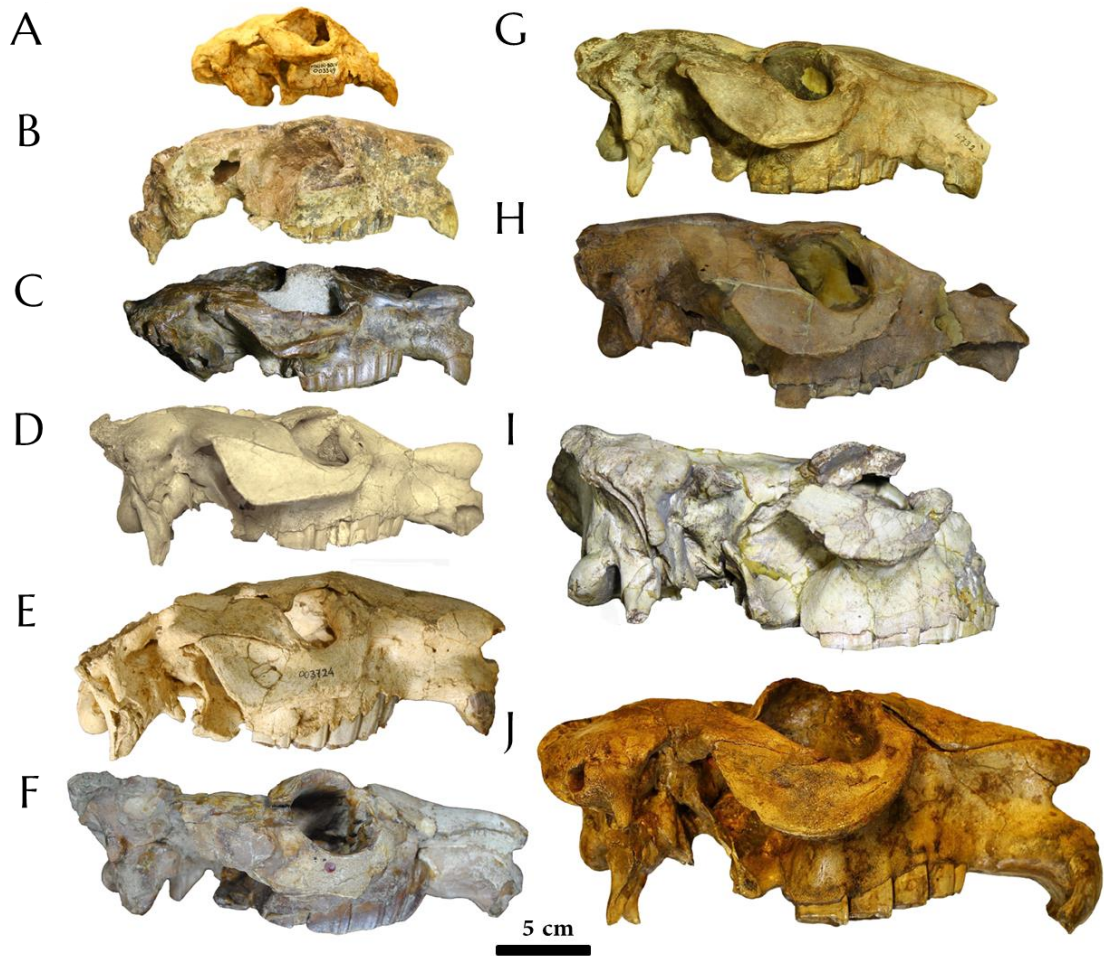


Figura 2. Anexo III. Cráneos en vista lateral de la subfamilia Mesotheriinae. **A.** *Microtypotherium choquecotense* (MNHN Bol V 3349); **B.** *Caragatypotherium munozi* (SGOPV 22500, holotipo); **C.** *Eutypotherium lehmannitschei* (= *Eu. superans* MACN PV 11079, holotipo); **D.** *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH 26, holotipo); **E.** *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **F.** *Typotheriopsis chasicoensis* (= *Ty. silveyrai* MLP 36-XII-10-2, holotipo); **G.** *Pseudotypotherium maendrum* (MACN 7962); **H.** *Pseudotypotherium maendrum* (AMNHN 14509) imagen especular; **I.** *Pseudotypotherium subinsigne* (MACN PV 8969, holotipo); **J.** *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo).

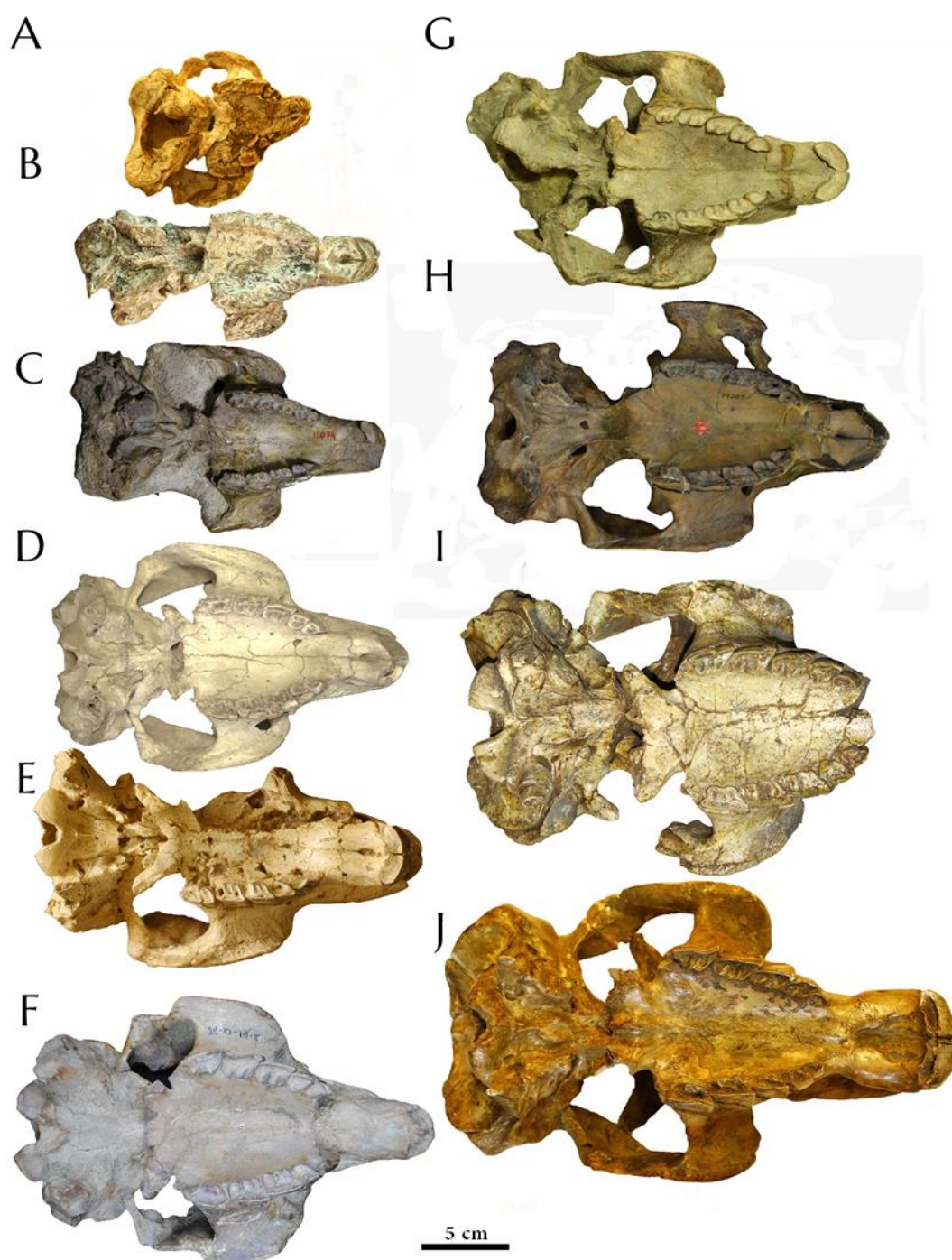


Figura 3. Anexo III. Cráneos en vista ventral de la subfamilia Mesotheriinae. **A.** *Microtypotherium choquecotense* (MNHN Bol V 3349); **B.** *Caraguatypotherium munozi* (SGOPV 22500, holotipo); **C.** *Eutypotherium lehmannitschei* (= *Eu. superans* MACN PV 11079, holotipo); **D.** *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH 26, holotipo); **E.** *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo); **F.** *Typotheriopsis chasicensis* (= *Ty. silveyrai* MLP 36-XII-10-2, holotipo); **G.** *Pseudotypotherium maendrum* (MACN 7962); **H.** *Pseudotypotherium maendrum* (AMNH 14509) imagen especular; **I.** *Pseudotypotherium subinsigne* (MACN PV 8969, holotipo); **J.** *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo).

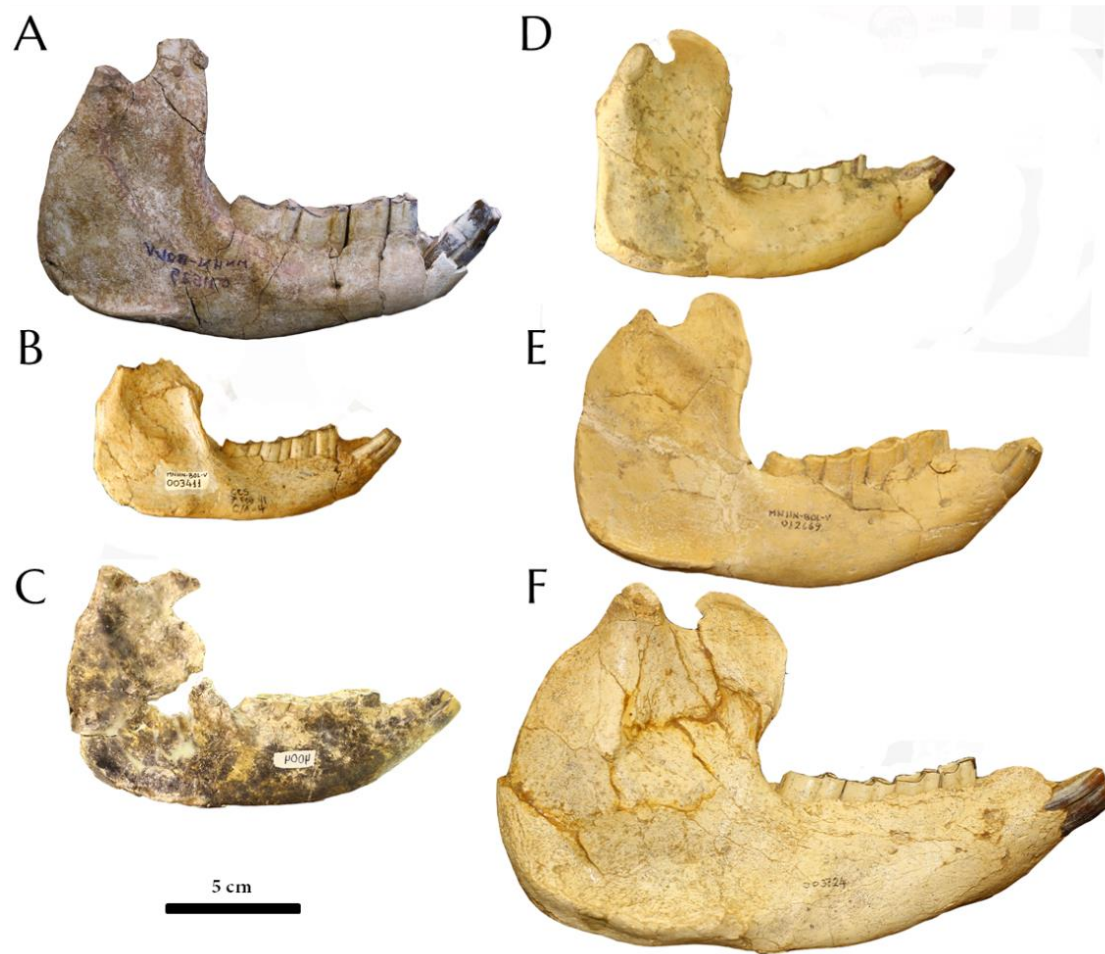


Figura 4. Anexo III. Mandíbulas en vista lateral de la subfamilia Mesotheriinae. **A.** *Trachytberus allosus* (MNHN Bol V 11525); **B.** *Microtypotherium* cf. *choquecotense* (MNHN Bol V 3411); **C.** *Caraguatypotherium munozi* (SGO PV 22500, holotipo) imagen especular; **D.** *Plesiotypotherium* cf. *minus* (MNHN Bol V 3336); **E.** *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12669); **F.** *Plesiotypotherium casirens* (MNHN Bol V 3724, holotipo).

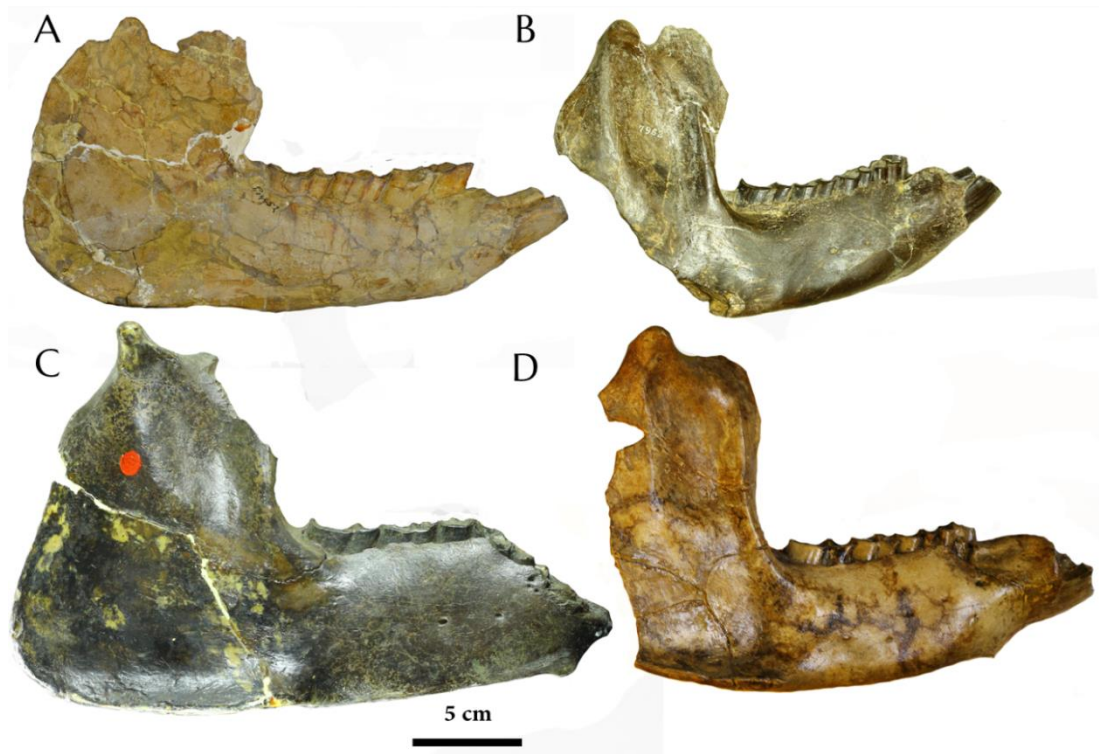


Figura 5. Anexo III. Mandíbulas en vista lateral de la subfamilia Mesotheriinae. **A.** *Pseudotypotherium internum*. (FMNH P 14452); **B.** *Pseudotypotherium maendrum* (MACN PV 7962); **C.** *Pseudotypotherium insigne* (MLP 12-1678, holotipo); **D.** *Mesotherium cristatum* (MNHN.F.PAM 2, holotipo).

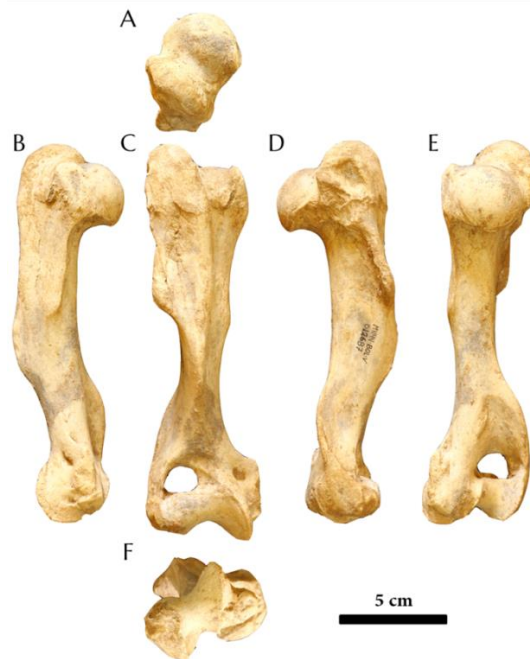


Figura 6. Anexo III. Húmero derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12684), en vistas **A.** proximal; **B.** medial; **C.** craneal; **D.** lateral; **E.** caudal; **F.** distal.

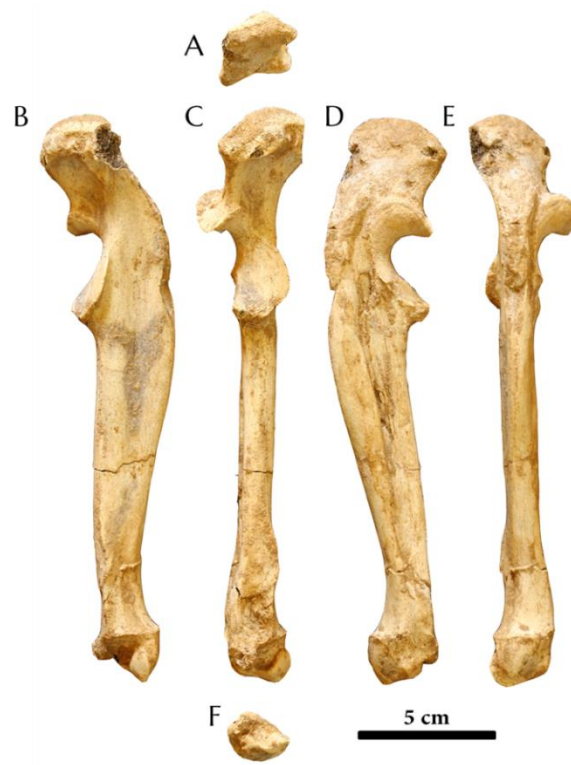


Figura 7. Anexo III. Ulna derecha de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol 12684), en vistas **A.** proximal; **B.** medial; **C.** craneal; **D.** lateral; **E.** caudal; **F.** distal.



Figura 8. Anexo III. Radio derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol 12684), en vistas **A.** proximal; **B.** medial; **C.** craneal; **D.** lateral; **E.** caudal; **F.** distal.

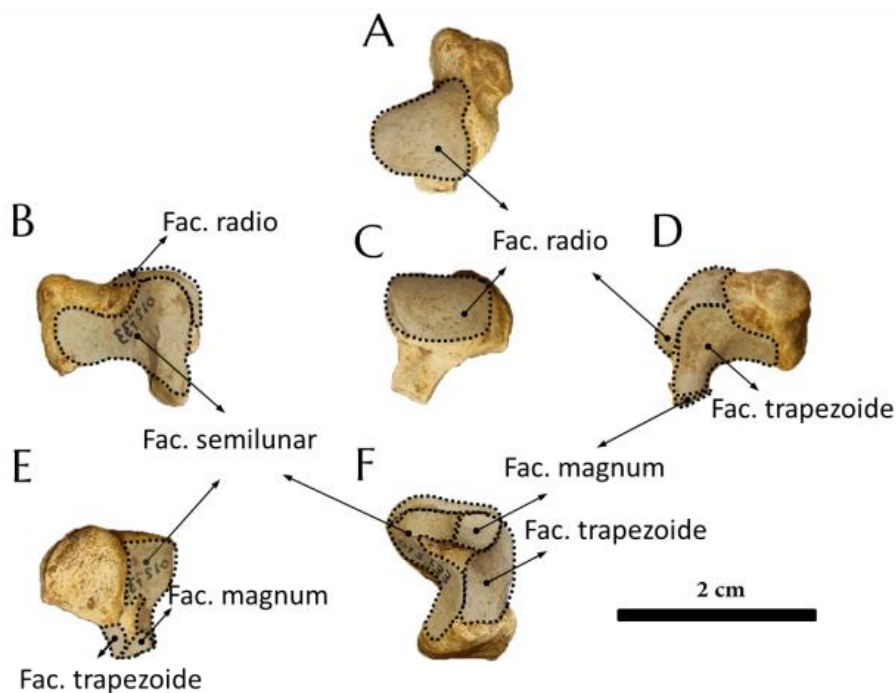


Figura 9. Anexo III. Escafoides izquierdo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol 12733), imagen especular; se muestran todas las facetas articulares, en vistas: A. proximal; B. lateral, C. dorsal; D. medial; E. palmar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

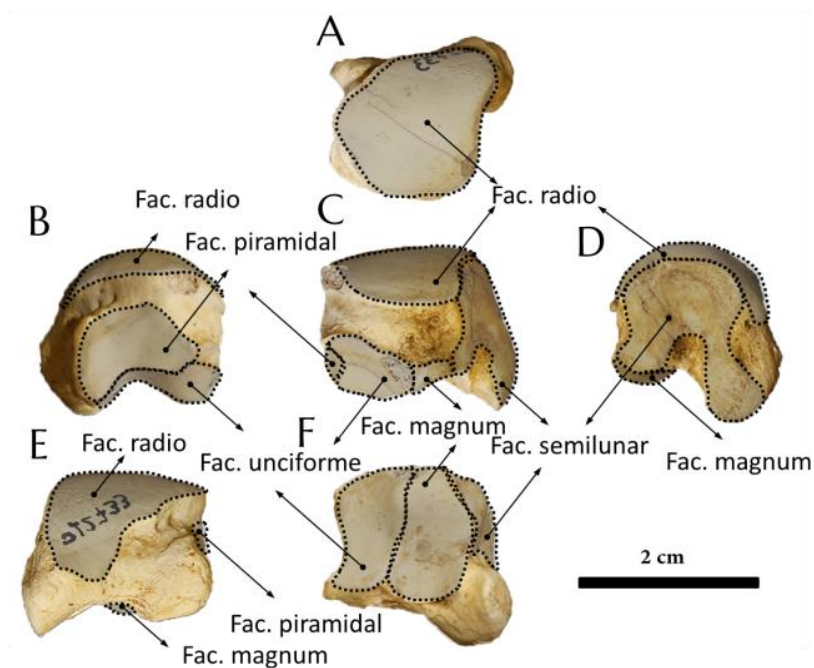


Figura 10. Anexo III. Semilunar izquierdo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol 12733), imagen especular; se muestran las facetas articulares, en vistas: A. proximal; B. lateral, C. dorsal; D. medial; E. palmar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

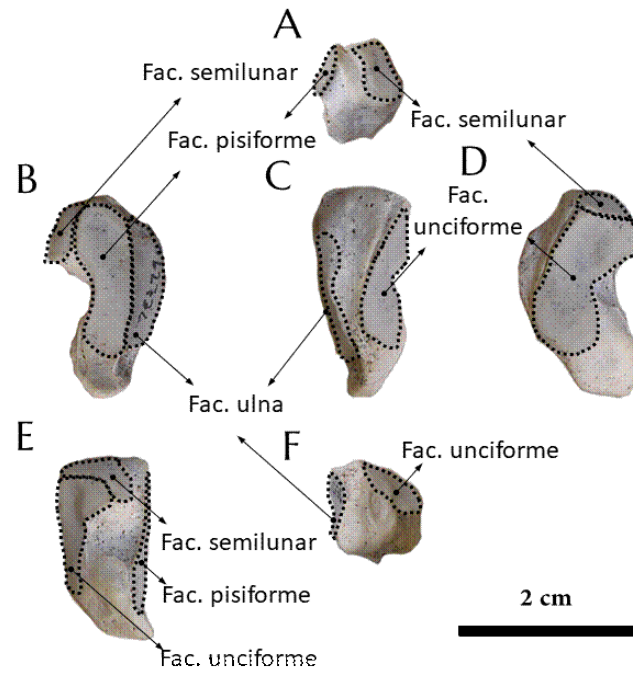


Figura 11. Anexo III. Piramidal derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol 12734), se muestran las facetas articulares, en vistas: **A.** proximal; **B.** lateral, **C.** dorsal; **D.** medial; **E.** palmar; **F.** distal. Abreviatura Fac. Faceta.

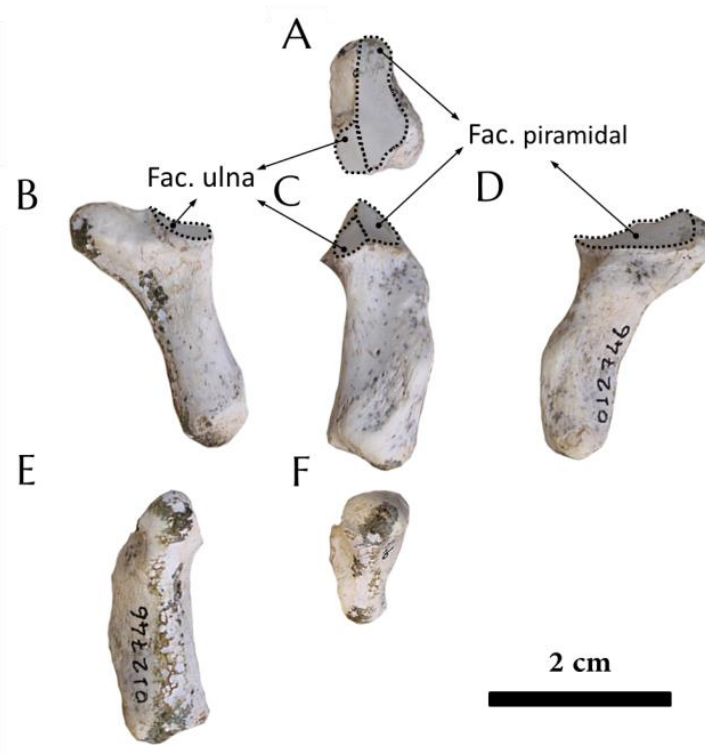


Figura 12. Anexo III. Pisiforme derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12746). En vistas: **A.** proximal; **B.** lateral, **C.** dorsal; **D.** medial; **E.** palmar; **F.** distal. Abreviatura Fac. Faceta.

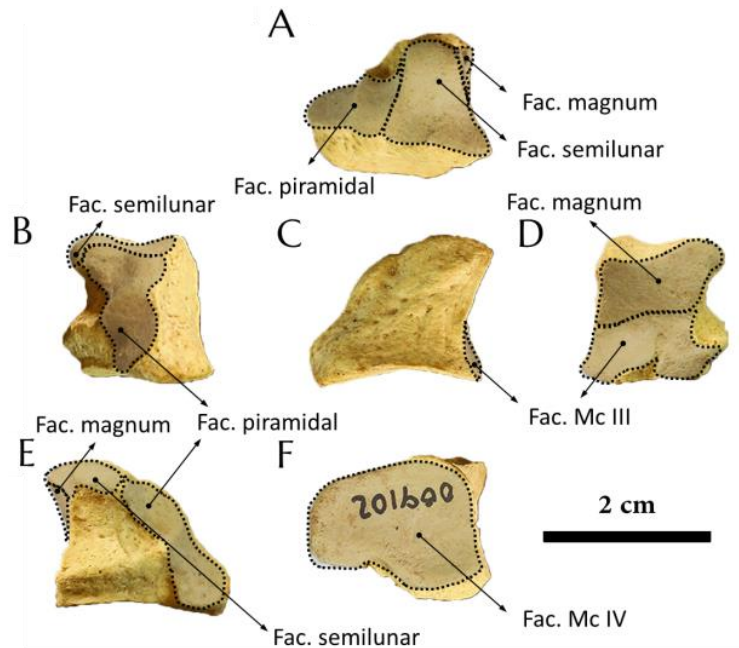


Figura 13. Anexo III. Unciforme derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 9102), en vistas: **A.** proximal; **B.** lateral; **C.** dorsal; **D.** medial; **E.** palmar; **F.** distal. Abreviatura Fac. Faceta.

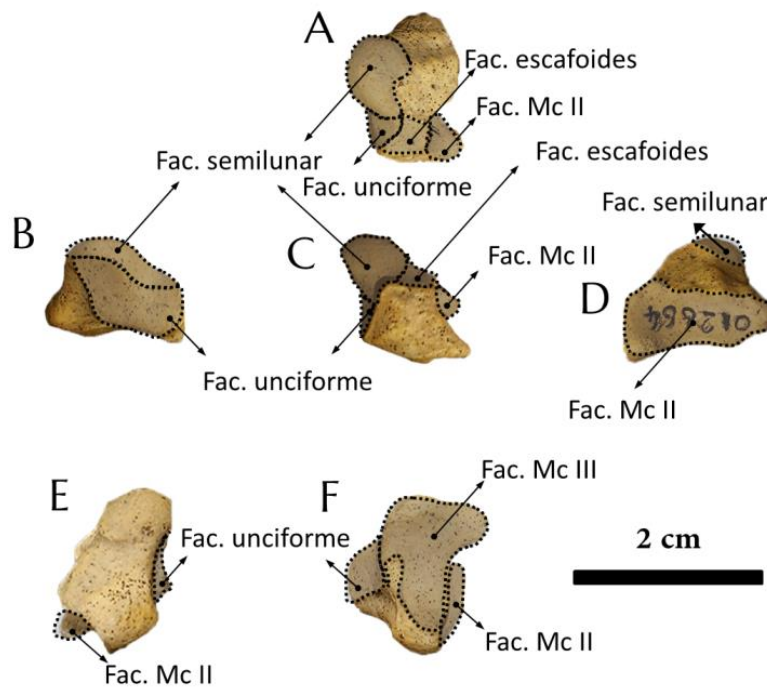


Figura 14. Anexo III. Magnum derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12664), en vistas: **A.** proximal; **B.** lateral; **C.** dorsal; **D.** medial; **E.** palmar; **F.** distal. Abreviatura Fac. Faceta.

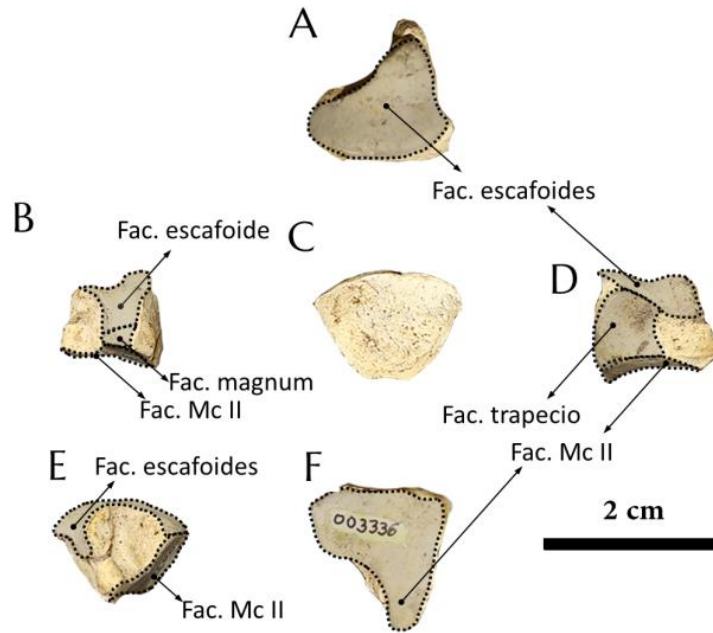


Figura 15. Anexo III. Trapezoide derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3336), en vistas: A. proximal; B. lateral, C. dorsal; D. medial; E. palmar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

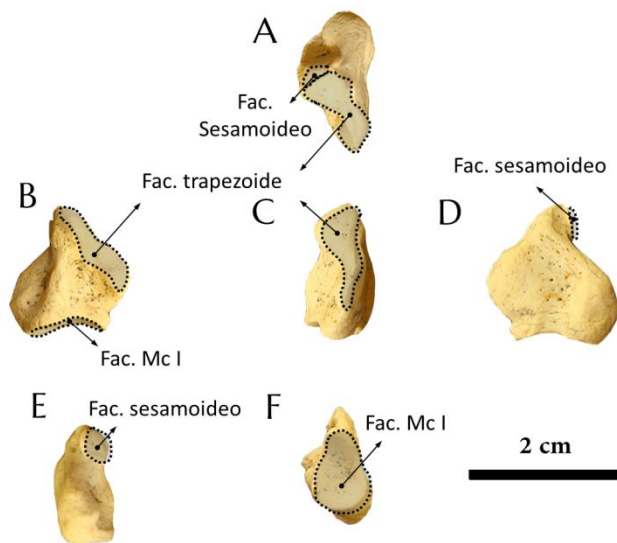


Figura 16a. Anexo III. Trapecio derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12757), en vistas: A. proximal; B. lateral, C. dorsal; D. medial; E. palmar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

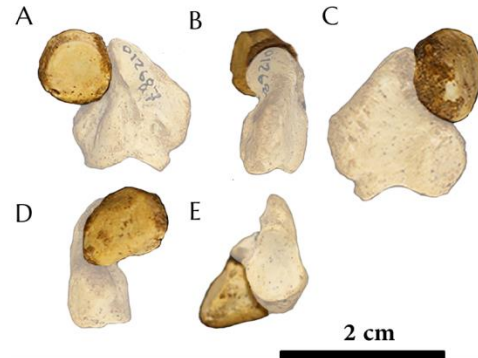


Figura 16b. Anexo III. Sesamoideo palmar derecho asociado con trapezio (difuminado) de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12687), en vistas: A. lateral, B. dorsal, C. medial, D. palmar, E. distal.

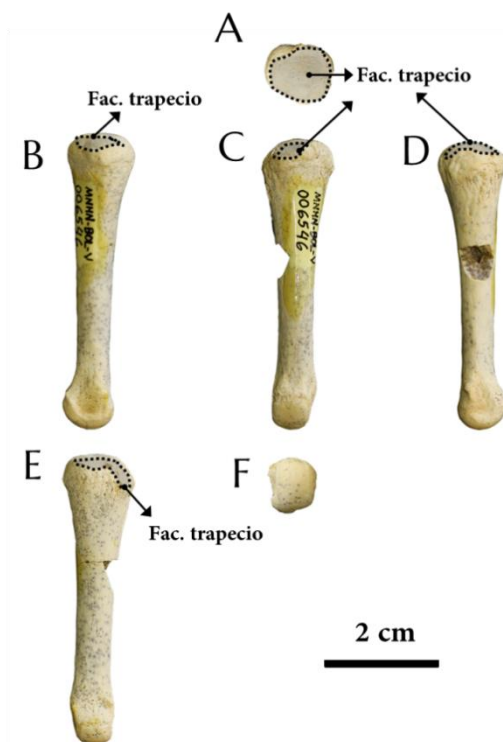


Figura 17. Anexo III. Metacarpo I derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3336), en vistas: A. proximal; B. medial, C. dorsal; D. lateral; E. palmar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

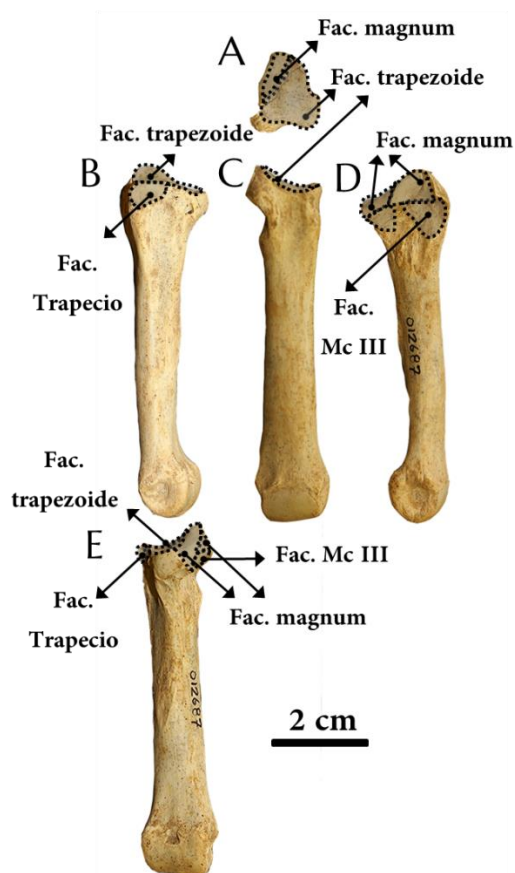


Figura 18. Anexo III. Metacarpo II derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3336), en vistas: A. proximal; B. medial, C. dorsal; D. lateral; E. palmar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

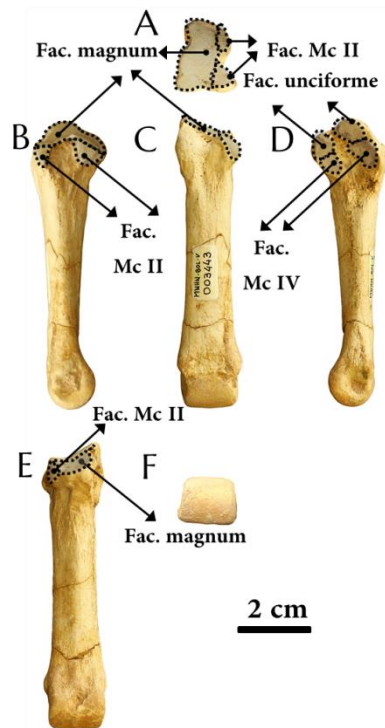


Figura 19. Anexo III. Metacarpo III derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3336), en vistas: A. proximal; B. medial; C. dorsal; D. lateral; E. palmar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

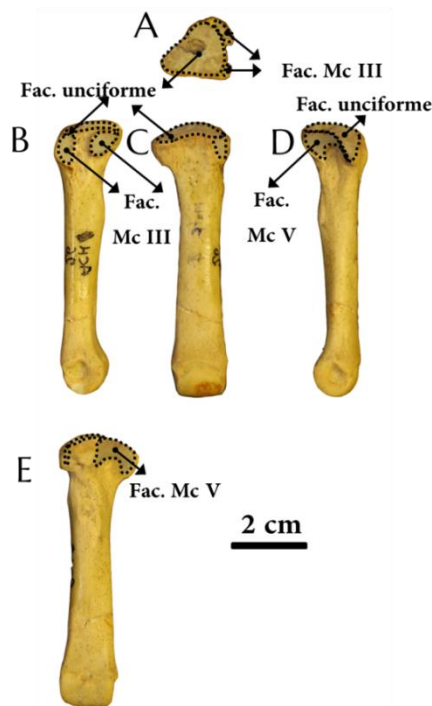


Figura 20. Anexo III. Metacarpo IV izquierdo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH 26, holotipo), imagen especular; en vistas: A. proximal; B. medial; C. dorsal; D. lateral; E. palmar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

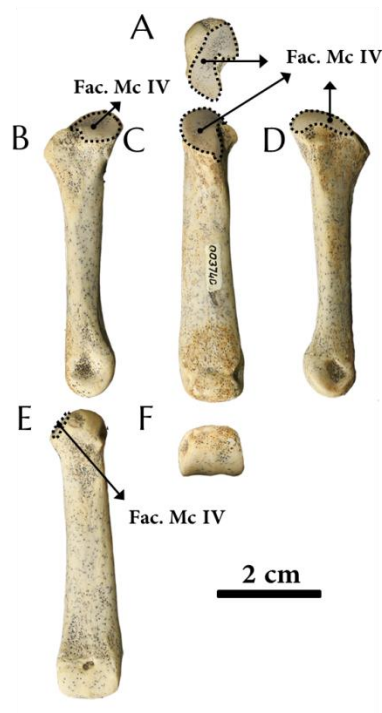


Figura 21. Anexo III. Metacarpo V derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3336), en vistas: A. proximal; B. medial; C. dorsal; D. lateral; E. palmar. Abreviatura Fac. Faceta.

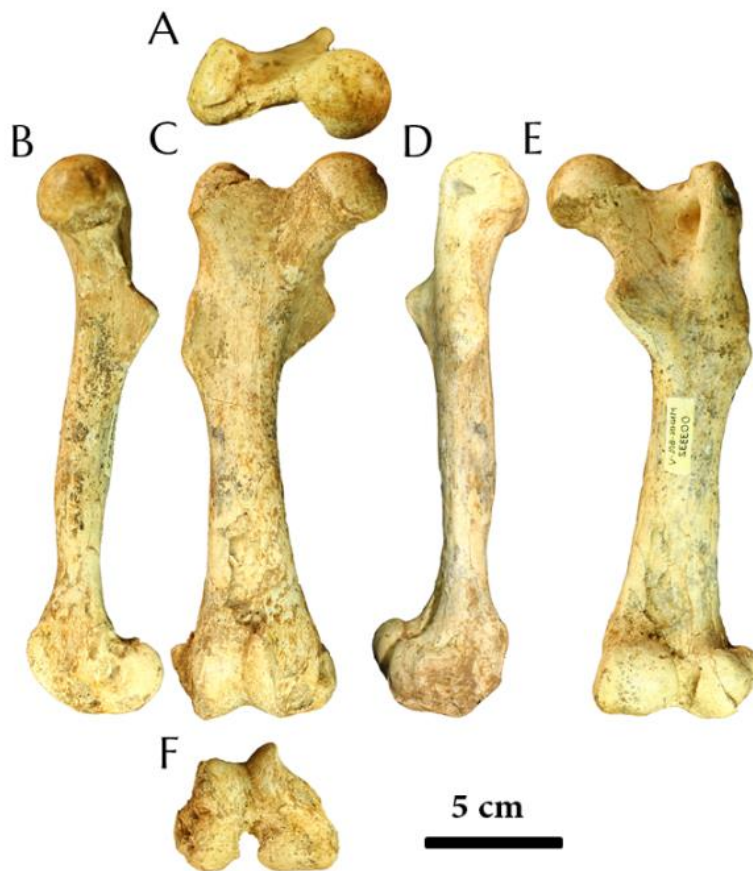


Figura 22. Anexo III. Fémur izquierdo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3332) (imagen especular) en vistas: A. proximal; B. medial; C. craneal; D. lateral; E. caudal; F. distal.

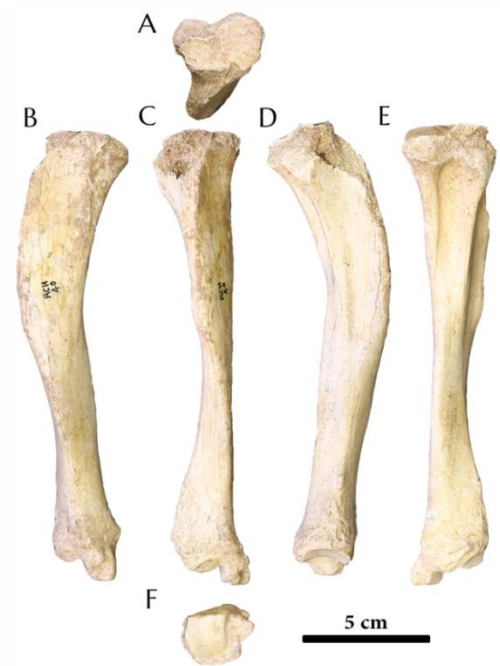


Figura 23. Anexo III. Tibia derecha de *Plesiotypotherium achirensense* (= *Pl. majus*; MNHN.F. ACH 40), en vistas: **A.** proximal; **B.** medial; **C.** craneal; **D.** lateral; **E.** caudal; **F.** distal.



Figura 24. Anexo III. Fíbula izquierda de *Plesiotypotherium achirensense* (= *Pl. majus*) (MNHN.F. ACH 76), imagen especular; en vistas **A.** medial; **B.** lateral.

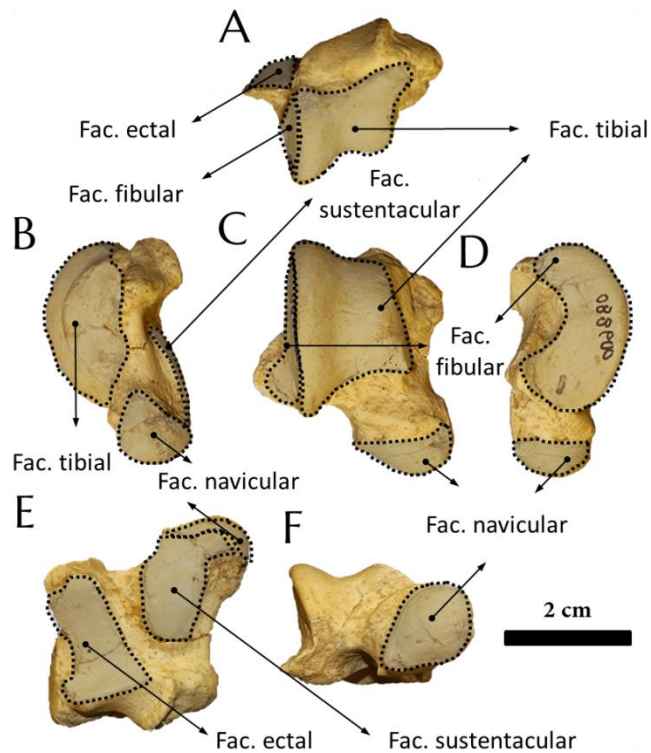


Figura 25. Anexo III. Astrágalo izquierdo de *Plesiotypotherium achirensense* (MNHN Bol V 9880), imagen especular; en vistas: **A.** proximal; **B.** medial; **C.** dorsal; **D.** lateral; **E.** plantar; **F.** distal. Abreviatura Fac. Faceta.

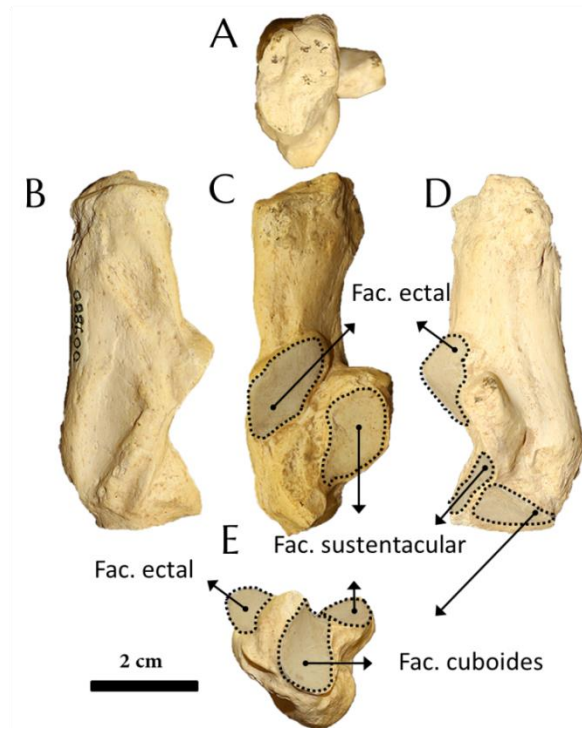


Figura 26. Anexo III. Calcáneo derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 9880), en vistas **A.** distal; **B.** lateral; **C.** dorsal; **D.** medial; **E.** proximal. Abreviatura Fac. Faceta.

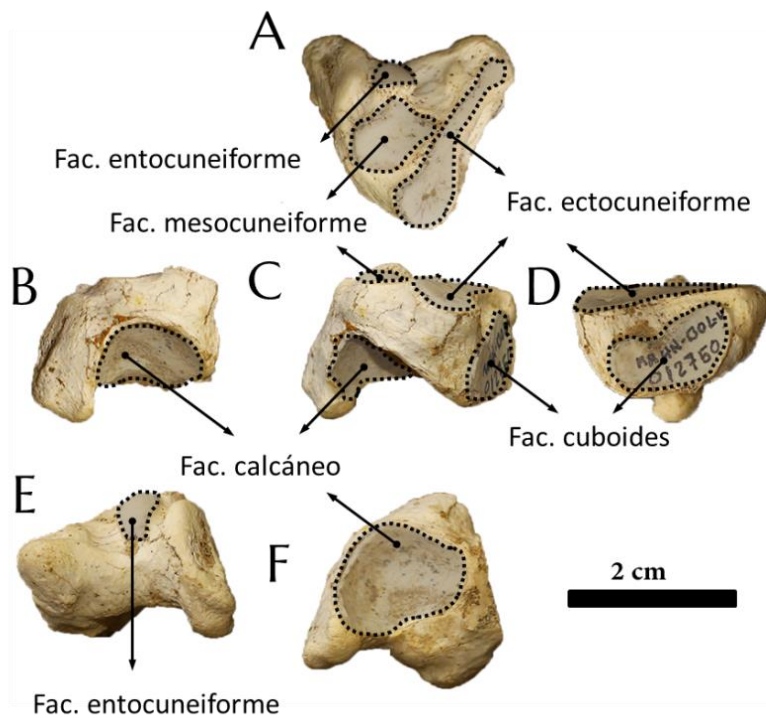


Figura 27. Anexo III. Navicular derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12750), en vistas: **A.** distal; **B.** medial; **C.** dorsal; **D.** lateral; **E.** plantar; **F.** proximal. Abreviatura Fac. Faceta.

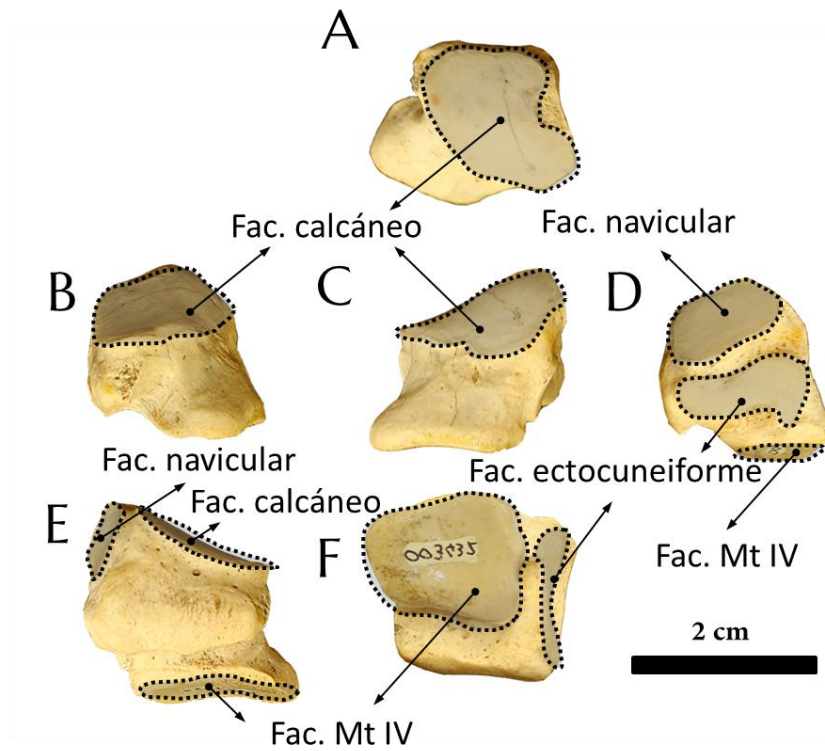


Figura 28. Anexo III. Cuboides izquierdo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3432), imagen especular; en vistas: A. proximal; B. lateral; C. dorsal; D. medial; E. plantar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

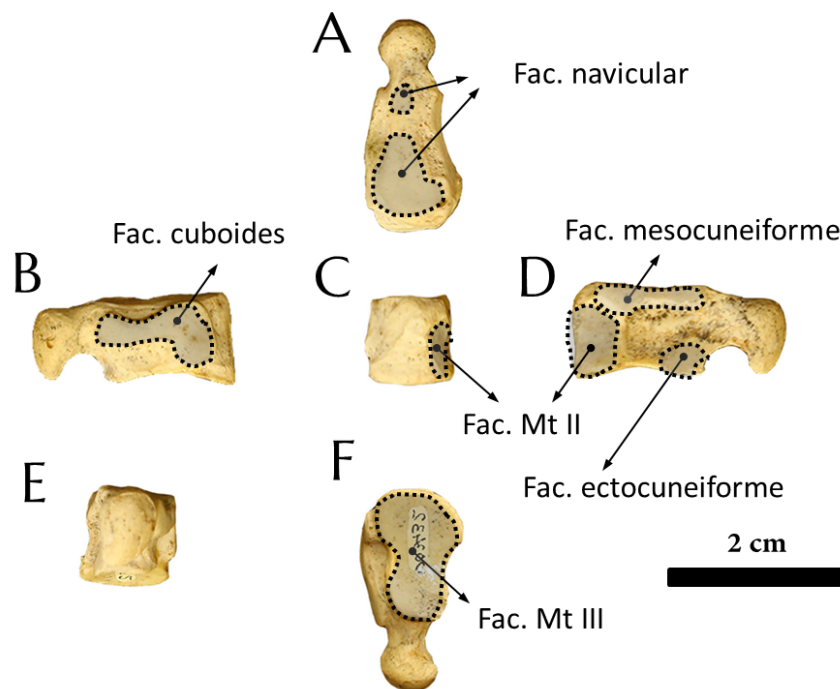


Figura 29. Anexo III. Ectocuneiforme izquierdo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3432), imagen especular; en vistas: A. proximal; B. lateral; C. dorsal; D. medial; E. plantar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

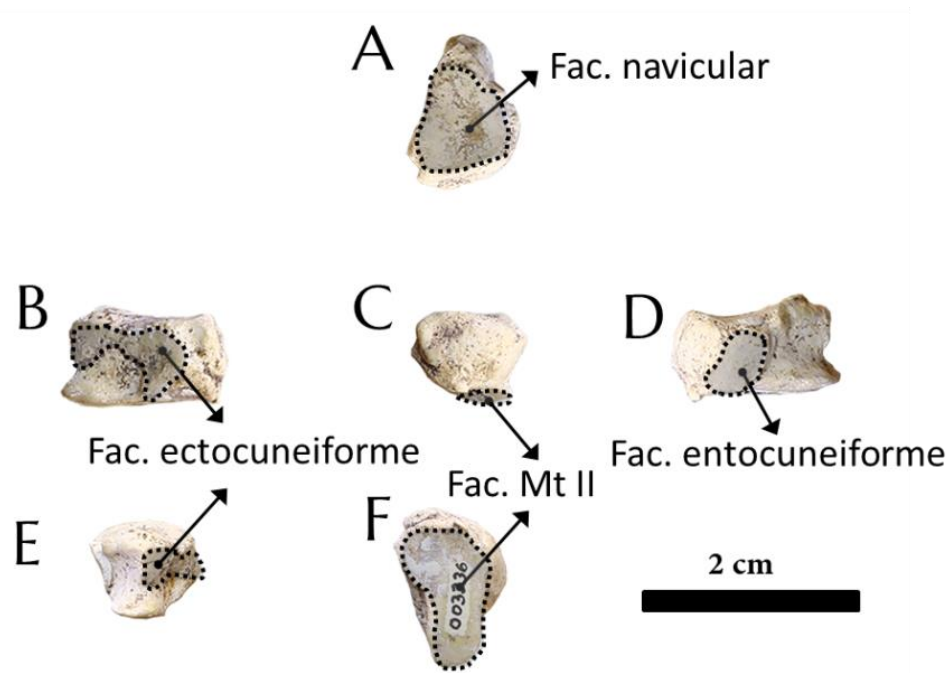


Figura 30. Anexo III. Mesocuneiforme derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3336), en vistas: A. proximal; B. lateral; C. dorsal; D. medial; E. plantar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

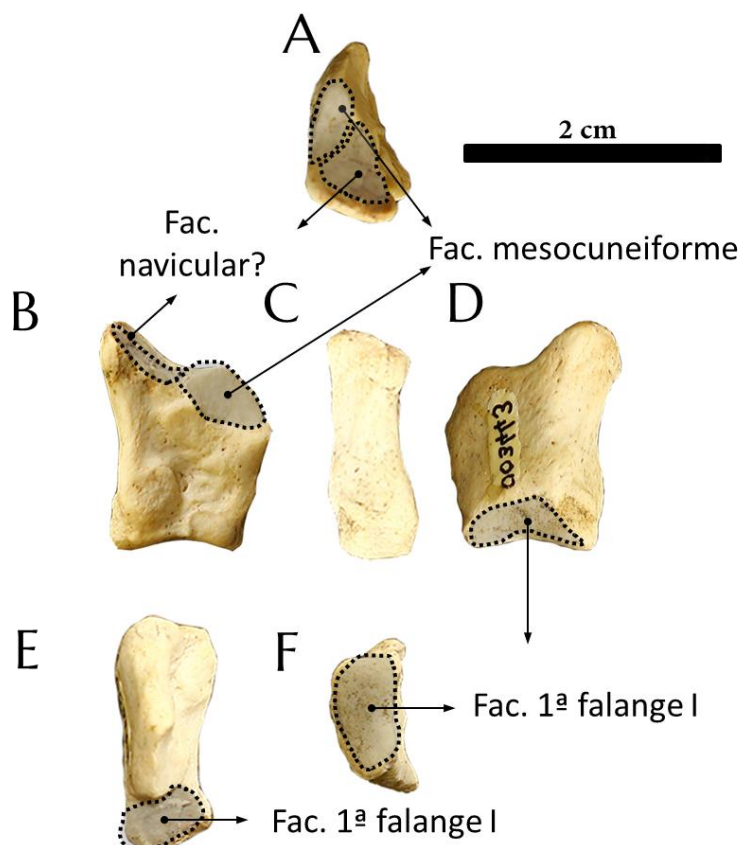


Figura 31. Anexo III. Entocuneiforme izquierdo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3443), imagen especular, en vistas: A. proximal; B. lateral; C. dorsal; D. medial; E. palmar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

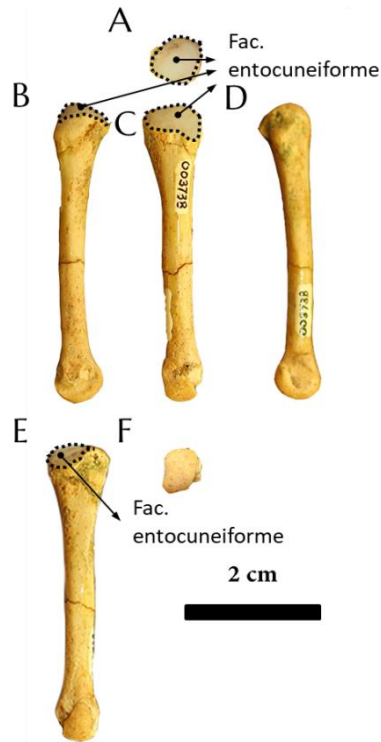


Figura 32. Anexo III. Metatarso I izquierdo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 3738), imagen especular; en vistas: A. proximal; B. lateral; C. dorsal; D. medial; E. plantar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

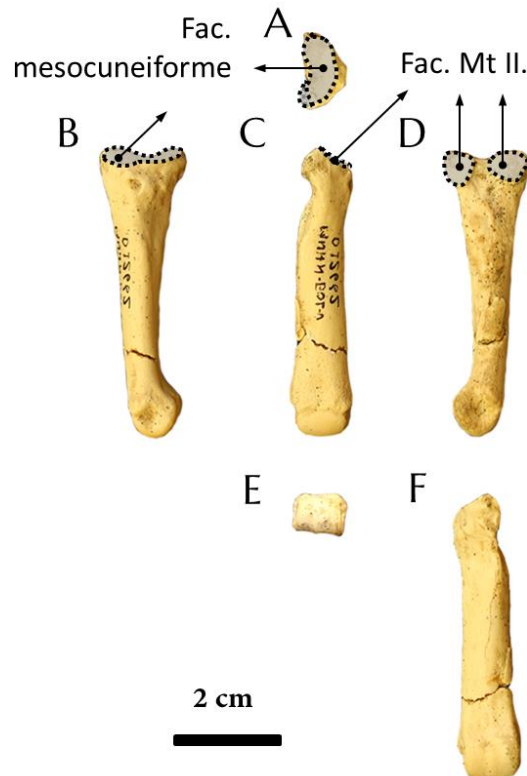


Figura 33. Anexo III. Metatarso II izquierdo de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 12662), imagen especular; en vistas: A. proximal; B. lateral; C. dorsal; D. medial; E. plantar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

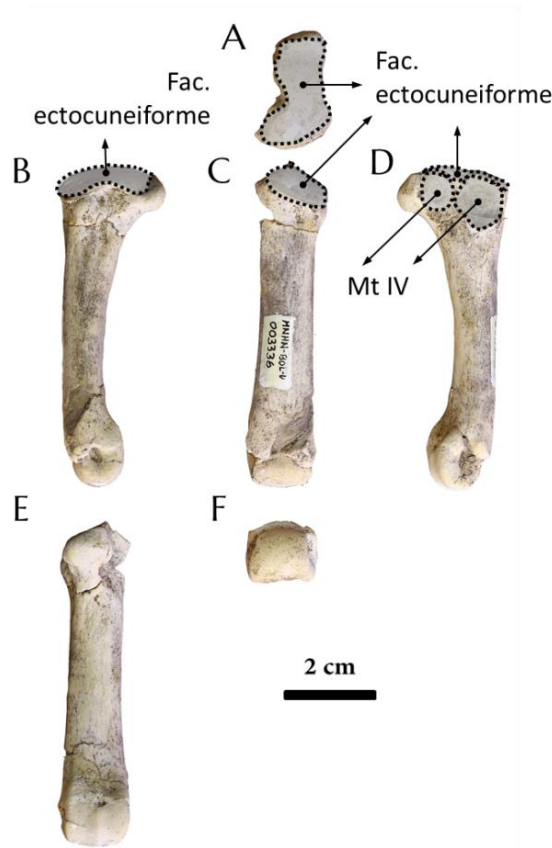


Figura 34. Anexo III. Metatarso III derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol 3336); en vistas: A. proximal; B. lateral; C. dorsal; D. medial; E. plantar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

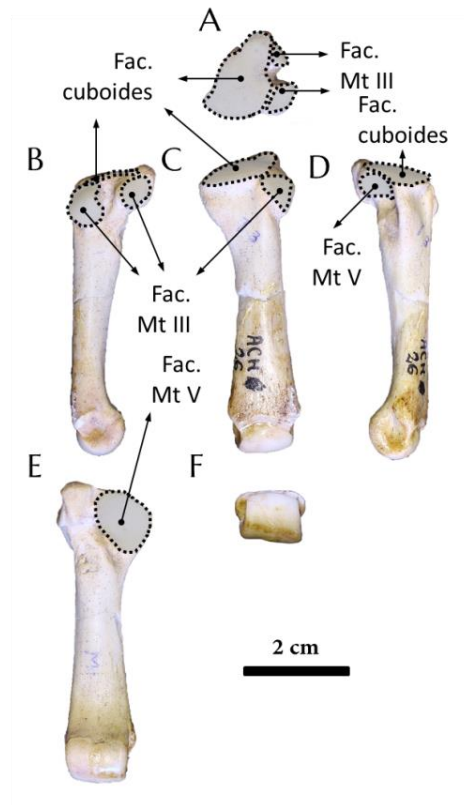


Figura 35. Anexo III. Metatarso IV derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN.F.ACH 26, holotipo), en vistas: A. proximal; B. lateral; C. dorsal; D. medial; E. plantar; F. distal. Abreviatura Fac. Faceta.

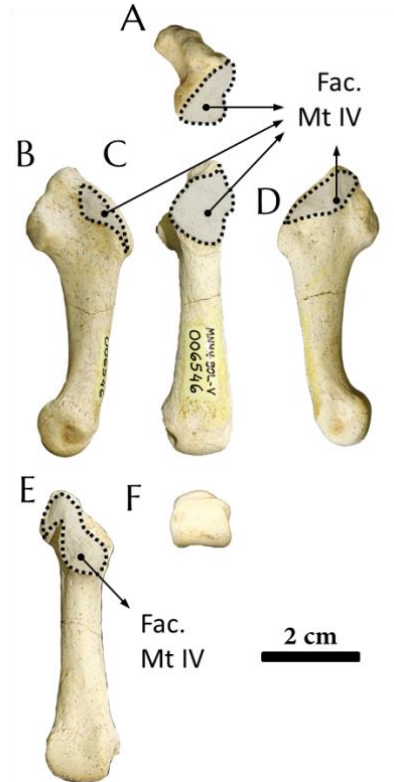


Figura 36. Anexo III. Metatarso V derecho de *Plesiotypotherium achirens* (MNHN Bol V 6546); en vistas: **A.** proximal; **B.** lateral; **C.** dorsal; **D.** medial; **E.** plantar; **F.** distal. Abreviatura Fac. Faceta.

ANEXO IV

Capítulo VIII. Morfología de la cavidad craneana en la familia Mesotheriidae e inferencias en la encefalización y el desarrollo cerebral en notoungulados

ANEXO IV. CAPÍTULO VIII. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS

ESPECIES	FAMILIA	ESPECÍMENES	REFERENCIAS
<i>Notostylops escaridus</i>	Notostylopidae	MACN Pv 10506	Simpson, 1932
<i>Notostylops</i> sp.	Notostylopidae	AMNH 28614	Simpson, 1933
<i>Notostylops pendens</i>	Notostylopidae	FMNH P59285	Dozo y Martínez, 2015
<i>Rhyphodon</i> sp.	Isotemnidae	AMNH 29414 FMNH P59282	Simpsons, 1933a; Dozo y Martínez, 2015
<i>Homalodotherium</i> sp.	Homalodotheriidae	FMNH P13092; FMNH P59291	Patterson, 1937; Dozo y Martínez, 2015
<i>Leontinia</i> sp.	Leontiniidae	FMNH P13285	Radinsky, 1981 Dozo y Martínez, 2015
<i>Rhynchippus equinus</i>	Notohippidae	FMNH P 13420; CNP-ME 77; MPEF PV 695. FMNH P13410	Patterson, 1937 Dozo y Martínez, 2015 Radinsky, 1981
<i>Eurygenium latirostris</i>	Notohippidae	UNPSJB-PV-60	Dozo y Martínez, 2015
<i>Nesodon imbricatus</i>	Toxodontidae	FMNH P 13076	Patterson, 1937
<i>Nesodon</i> sp.	Toxodontidae	FMNH P 13228	Radinsky, 1981
Toxodontidae indet.	Toxodontidae	MCZ 3670	Radinsky, 1981
<i>Toxodon</i> sp.	Toxodontidae	MACN 15060	Dechaseaux, 1962
<i>Toxodon</i> sp.	Toxodontidae	Gervais collection	Dechaseaux, 1962
<i>Adinotherium ovium</i>	Toxodontidae	FMNH P 13228 FMNH P 13108	Radinsky, 1981 Dozo y Martínez, 2015
<i>Proadinotherium muensteri</i>	Toxodontidae	FMNH P 13590	Radinsky, 1981
<i>Oldfieldthomasia debilitata</i>	Oldfieldthomasiidae	AMNH 28780	Simpson, 1967
<i>Protypotherium australe</i>	Intertheriidae	AMNH 9246	Simpson, 1933b
<i>Protypotherium australe</i>	Intertheriidae	FMNH P 13002	Dozo y Martínez, 2015
<i>Protypotherium</i> sp.	Intertheriidae	FMNH P 59289	Dozo y Martínez, 2015
<i>Protypotherium australe</i>	Intertheriidae	<i>Collection de Paléontologie de l'Ecole Nationale Supérieure des Mines</i>	Dechaseaux, 1962
<i>Miocobilius</i> sp.	Intertheriidae	FMNH P59290	Dozo y Martínez, 2015
<i>Miocobilius anamopodus</i>	Intertheriidae	UCMP 39651 UCMP 39652	Radinsky, 1981 Stirton, 1953
<i>Intertherium robustum</i>	Intertheriidae	FMNH P13057	Radinsky, 1981
<i>Hegetotherium mirabile</i>	Hegetotheriidae	AMNH 9223	Simpson, 1933b; Radinsky, 1981
<i>Hegetotherium mirabile</i>	Hegetotheriidae	FMNH P59286	Dozo y Martínez, 2015
Hegetotheriinae indet.	Hegetotheriidae	CNP-ME 78	Dozo y Martínez, 2015
<i>Hegetotherium</i> sp.	Hegetotheriidae	FMNH 13046	Dozo y Martínez, 2015
<i>Paedotherium insigne</i>	Hegetotheriidae	MMP 386-S	Dozo, 1997
<i>Mesotherium</i> sp.	Mesotheriidae	-	Dechaseaux, 1962
<i>Pseudotypotherium pseudopachygnathum</i>	Mesotheriidae	AMNH 14509	Radinsky, 1981
<i>Typotheriopsis</i> sp.	Mesotheriidae	FMNH P14420	Patterson, 1937 Radinsky, 1981
<i>Tetramerorhinus lucaris</i> (= <i>Proterotherium cavum</i>)	Litopterna	AMNH 9245	Simpson, 1933b Radinsky, 1981; Forasiepi <i>et al.</i> , 2016
<i>Huayqueriana</i> cf. <i>H. cristata</i>	Macrauchiidae	IANIGLA-PV 29	Forasiepi <i>et al.</i> , 2016
<i>Diadiaphorus majusculus</i>	Macrauchiidae	FMNH P13036	Radinsky, 1981

Tabla 1. Anexo IV. Lista de manuscritos anteriores a esta tesis, con descripciones originales o previamente figuradas del orden Notoungulata o Litopterna (ver Fernández-Monescillo *et al.* 2017).

ANEXO IV. CAPÍTULO VIII. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS

Número de espécimen →	UNSPV 112	MACN A 11079 (holotipo)	MNHN Bol V 12664	MNHN.F. ACH26 (holotipo)	MNHN Bol V 8507	MACN PV 2925	MACN PV 1111	MNHN.F. PAM 2 (holotipo)
Especies →	<i>Trachitherus spegazzinianus</i>	<i>Eutypotherium lehmanni</i> (=Eu. <i>superans</i>)	<i>Plesiotypotherium achirens</i>	<i>Plesiotypotherium achirens</i>	<i>Plesiotypotherium achirens</i>	<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	<i>Mesotherium cristatum</i>
EL	102,15		71,21	81,86	68,03	85,71	68,41	72,19
EL-OB	75,51	63,24	61,52	79,84	64,7	70,1	62,03	62,5
CRL	48,84	42,43	40,78	51,42	44,96	51,14	49,67	43,67
CRW	47,08	40,75	39,24	50,07	43,3	56,68	48,74	46,9
FRW	28,01	28,01	25,35	30,92	30,02	35,25	29,75	22,77
CRH	31,16		29,57	34,07	29,97	39,84	32,7	29,45
OBL	25,72		10,72	7,58		15,82	10,09	12,93
OBW	18,76		15,32	18,75	15,66	20,73	17,8	15,11
OPW*	15,16	11,66	12,78	15,68	15,82	17,99	14,71	13,81
OPH*	8,2	9,27	11,23	13,64	8,55	14,82	13,19	8,63
OBH	15,21		13	13,23	7,9	16,06	12,96	12,02
PLD	29,58	30,94	23,34	28,23	27,75	30,02	26,23	29,72
CBL	24,58		18,09	23,49	19,24	17,3	13,44	19,16
CBW	31,45		21,85	28,86	25,29	32,55	28,67	24,37
HBH	29,81			39,73	31,77	40,34	46,81	31,6
HPL	15,89	5,45	10,12	10,87			8,7	6,94

**ANEXO IV. CAPÍTULO VIII. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA
MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y
EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS**

Tabla 2. Anexo IV. Continuación (1).

HPW	9,44	6,1	6,76	18,75		12,16	6,41	7,99
OPWxOPH	127,65	108,09	143,52	213,88	135,26	266,61	194,02	119,18
Ratio FRW/CRW	1,68	1,45	1,55	1,62	1,44	1,61	1,64	2,06
Ratio OBW/FRW	1,49		1,65	1,65	1,98	1,70	1,67	1,51
Cociente EL-OB/CBL	0,33		0,29	0,29	0,30	0,25	0,22	0,31
Ángulo de la flexión cerebral	20,01		24,7	30,45		32,28	27,93	31,14

Tabla 2. Anexo IV. Medidas de la cavidad endocraneana en milímetros, medidas basadas y adaptadas de Macrini (2009) y Dozo y Martínez (2015). Abreviaturas: **CBL**. Longitud del cerebro; **CBW**. Anchura de la cavidad endocraneana; **CRH**. Altura de la cavidad cerebral; **CRL**. Longitud sin contar los bulbos olfatorios; **CRW**. Anchura del cerebro; **EL**. Longitud del cerebro; **EL-OB**. Longitud de la cavidad endocraneana excluyendo los bulbos olfatorios; **FRW**. Anchura de la región frontal cerebral; **HBH**. Altura de la parte posterior cerebral; **HPL**. Longitud de la región hipofisaria; **HPW**. Anchura transversal de la región hipofisaria; **OBH**. Altura de los bulbos olfatorios; **OBL**. Longitud de los bulbos olfatorios; **OBW**. Anchura de los lóbulos olfatorios; **OPH***. Altura de los pedúnculos olfatorios. **OPW***. Anchura de los pedúnculos olfatorios; **PLD**. Máxima distancia entre los bordes ventrales de los lóbulos piriformes. En cursiva aparecen las medidas lineales, superficies y volúmenes estimadas o aproximadas. *Son las medidas que no aparecen en Macrini, 2009 (ver Fernández-Monescillo et al. 2017)

ANEXO IV. CAPÍTULO VIII. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS

Familia	Especies/ Época	Especimen	Masa corporal (kg)	Volumen encefálico (EV) (cm³)/ Especimen	EQ1 (Jerison 1973)			EQ2 (Eisenberg 1981)		
					(1)*	(2)	(3)	(1)*	(2)	(3)
Hegetotheriidae	<i>Hegetotherium mirabile</i> /Mioceno temprano	Desconocido	9,69 t (g ^M , f ^M , i ^M)	20(c) AMNH 9223	0,44	0,42	0,42	0,50	0,50	0,48
		Desconocido	2,19 o ^D							
		Desconocido	14,23 s (h ^M) ^D							
		Desconocido	4,67 u							
		Desconocido	7,71 v							
	<i>Paedotherium insigne</i> /Plioceno	Desconocido	1,86 t (g ^M , h ^M , j ^M , n ^M)	8,5(l)	0,52	0,52	0,52	0,66	0,66	0,66
		MMP 386-S	1,3 l	MMP 386-S						

**ANEXO IV. CAPÍTULO VIII. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA
MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y
EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS**

Tabla 3. Anexo IV. Continuación (1).

Familia	Especies/ Época	Especimen	Masa corporal (kg)	Volumen encefálico (EV) (cm³)/ Especimen	EQ1			EQ2		
					(1)*	(2)	(3)*	(1)	(2)	(3)
Interatheriidae	<i>Interatherium robustum</i> /Mioceno temprano	Desconocido	3,5 s (h ^M)	8(c) /FMNHN 13057	0,34	0,34	0,38	0,4	0,4	0,42
		Desconocido	0,40 o ^D							
		Desconocido	3,33 t (f ^M , g ^M , i ^M , j ^M)							
		Desconocido	1,81 u							
		Desconocido	2,38 v							
	<i>Protypotherium australe</i> /Mioceno temprano	Desconocido	6,77 t (f ^M , g ^M , h ^M , i ^M)	17(c) /FMNHN 13002	0,47	0,47	0,47	0,55	0,55	0,55
		Desconocido	2,81 o							
		Desconocido	3,63 u							
		Desconocido	7,73 v							
Mesotheriidae	<i>Trachytherus spegazzinianus</i> /Oligoceno	Desconocido	407,96 t (h ^M) ^D	60,41(z) /UNSPV 112	0,19	0,12	0,19	0,17	0,17	0,10
		UNSPV 112	136,46 z (r ^M)							
	<i>Trachytherus alloxus</i> /Oligoceno	MNHN Bol V 6355 (holotipo)	45,28 z(r ^M)	30,89 /MNHN Bol V 6355	0,13	0,18	0,20	0,13	0,13	0,18
			18,56 z(e ^M)							
			120,45 z(o ^M)							
			24-28 x							
	<i>Eutypotherium superans</i> /Mioceno medio	MACN A 11079 (holotipo)	11,93 p (o ^M)	47,36 (z) /MACN A 11079	0,23	0,29	0,28	0,22	0,22	0,29
			77,40 p (e ^M)							
			52,49 z(r ^M)							
			13,23 z(e ^M) ^D							
			85,82 z(o ^M)							

ANEXO IV. CAPÍTULO VIII. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS

Tabla 3. Anexo IV. Continuación (2).

Familia	Especies/ Época	Especimen	Masa corporal (kg)	Volumen encefálico (EV) (cm ³)/ Especimen	EQ1			EQ2		
					(1)*	(2)	(3)	(1)*	(2)	(3)
Mesotheriidae	<i>Typotheriopsis 'internum'</i> / Mioceno tardío	FMNH 14420	24-33 c	85 (c) / FMNH 14420	0,28	0,28	0,31	0,26	0,26	0,26
		Desconocido	189,44 t (g ^M h ^M)							
		Desconocido	22,44 p(e ^M) ^D							
		Desconocido	145,61 p(o ^M)							
		FMNH 14477	106,44 z(r ^M)							
			51,95 z(e ^M)							
			337,09 z(o ^M)							
	<i>Plesiotypotherium achirensense</i> / Mioceno tardío	MNHN.F.ACH 26 (holotipo)	21,26 n(e ^M) ^D	72,42 (z) / MNHN.F. ACH 26	0,33	0,37	0,31	0,32	0,30	0,36
			137,95 p(o ^M)							
			84,28 z(r ^M)							
			11,11 z(e ^M) ^D							
			72,09 z(o ^M)							
		MNHN Bol V 8507	83,68 (r ^M , z)	38,72 (z) / MNHN Bol V 8507	0,19	0,19	0,17	0,18	0,13	0,18
			17,22 z(e ^M) ^D							
			111,75 z(o ^M)							
		MNHN Bol V 12664	70,66 z(r ^M)	30,46 (z) / MNHN Bol V 8507	0,18	0,23	0,15	0,18	0,14	0,23
			5,37 z(e ^M) ^D							
			34,83 z(o ^M)							

**ANEXO IV. CAPÍTULO VIII. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA
MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y
EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS**

Tabla 3. Anexo IV. Continuación (3).

Familia	Especies/ Época	Espécimen	Masa corporal (kg)	Volumen encefálico (EV) (cm ³)/ Espécimen	EQ1			EQ2		
					(1)*	(2)	(3)	(1)*	(2)	(3)
Mesotheriidae	<i>Mesotherium maendrum</i> /Plioceno	MACN PV 1111	30,97 p(e ^M) ^D	65,34 (z) /MACN PV 1111	0,19	0,23	0,24	0,17	0,13	0,22
			200,92 p(o ^M)							
			107,21 z(r ^M)							
		MACN PV 2925	116,74 z(r ^M)	93,83 (z) MACN PV 2925	0,23	0,28	0,32	0,21	0,30	0,26
			42,06 z(e ^M) ^D							
			272,90 z(o ^M)							
	<i>Mesotherium cristatum</i> / Pleistoceno	MNHN.F.PAM 2 (holotipo)	181,61 z(r ^M)	54,23 (z) /MNHN. F.PAM 2	0,13	0,14	0,14	0,12	0,13	0,13
			80,92 z(e ^M) ^D							
			525,02 z(o ^M) ^D							
		MACN PV 2648	17,97 p(e ^M) ^D							
			116,61 p(o ^M)							
		Desconocido	189,44 t(g ^M , h ^M , i ^M)							
		MACN PV 2036	297,48 p(o ^M)							
			45,85 p(e ^M)							
Notohippidae	<i>Eurygenium latirostris</i> /Oligoceno	UNPSJB-PV-60	119 w(h ^M) ^D	77,57 (w) /UNPSJB-PV-60	0,27	0,27	0,27	0,26	0,26	0,26
			106,44 z(r ^M , z)							
	<i>Rhynchippus equinus</i> /Oligoceno	Desconocido	99,67 t(P ^M , g ^M , i ^M)	82,14(w) /MPEF-Pv 695	0,34	0,34	0,39	0,33	0,33	0,33
		MPEF-Pv 695	85 w(h ^M)							
			77,87 z(r ^M)							

ANEXO IV. CAPÍTULO VIII. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS

Tabla 3. Anexo IV. Continuación (4).

Familia	Especies/ Época	Especimen	Masa corporal (kg)	Volumen encefálico (EV) (cm³)/ Especimen	EQ1			EQ2		
					(1)*	(2)	(3)	(1)*	(2)	(3)
Toxodontidae	<i>Adinotherium ovinum</i> / Mioceno temprano	Desconocido	58,40 u ^D	110(c) /FMNH 13108	0,39	0,50	0,39	0,37	0,37	0,37
		Desconocido	100,29 v							
		Desconocido	119,45 t(d ^M , f ^M , g ^M , h ^M , i ^M)							
		Desconocido	33,75 o ^D							
	<i>Nesodon imbricatus</i> / Mioceno temprano	FMNH 13076	170,13 c ^D	230(c) /FMNH 13076	0,34	0,34	0,34	0,29	0,29	0,29
		Desconocido	587 t(d ^M , f ^M , g ^M , h ^M , i ^M) ^D							
		Desconocido	554 s							
		Desconocido	320,25 u							
		Desconocido	637,51 v ^D							
		Desconocido	293,66 o							
		Desconocido	250-350 x							
	<i>Proadinotherium muensteri</i> / Early Miocene	Desconocido	103,74 t(g ^M , h ^M , i ^M , n ^M)	145(c) /FMNH13590	0,54	0,69	0,54	0,34	0,34	0,67
		FMNH 13590	40,31 c ^D							
	<i>Toxodon</i> sp. / Plioceno-Pleistoceno	Desconocido	1100 a	570(c) /Desconocido	0,42	0,38	0,42	0,34	0,34	0,34
		Desconocido	1191 m							
		Desconocido	1790,8 t(f ^M , g ^M , i ^M) ^D							0,34

**ANEXO IV. CAPÍTULO VIII. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA
MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y
EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS**

Tabla 3. Anexo IV. Continuación (5).

Familia	Especies/ Época	Espécimen	Masa corporal (kg)	Volumen encefálico (EV) (cm ³)/ Espécimen	EQ1			EQ2		
					(1)*	(2)	(3)	(1)*	(2)	(3)
Macraucheniidae (Litopterna)	<i>Huayqueriana</i> cf. <i>H. cristata</i>	IANIGLA-PV 29	230 y(r ^M)	217,29 (y) / IANIGLA-PV 29	0,46	0,46	0,46	0,41	0,41	0,41
	/Mioceno tardío		250 u							

Tabla 3. Anexo IV. Cociente de encefalización (EQ): EQ1 (Jerison, 1973) o EQ2 (Eisenberg, 1981) de los taxones incluidos en la tesis, usando distintas estimaciones de masa corporal (BM) de estudios previos. **Fuente de los datos:** (a) Jerison (1971); (b) Jerison (1973); (c) Radinsky (1981); (d) Anderson *et al.* (1985); (e) Damuth, (1990); (f) Roth (1990); (g) Scott (1990); (h) Janis (1990); (i) Anyonge (1993); (j) Biknevicius *et al.* (1993); (k) Silva y Dowling; (1995); (l) Dozo (1997); (m) Fariña *et al.* (1998); (n) Biknevicius (1999); (o) Croft 2000; (p) Croft *et al.* (2004); (q) Elissamburu (2004); (r) Mendoza *et al.* (2006) [algoritmo 4.1]; (s) Vizcaíno *et al.* (2010); (t) Elissamburu (2012); (u) Cassini *et al.* (2012a); (v) Cassini *et al.* (2012b); (w) Dozo y Martínez (2015); (x) Croft *et al.* 2006, (y) Forasiepi *et al.* (2016), (z) esta tesis. * usados en la Fig. IX. 7. ^M indica el método elegido. ^D Valores de la masa corporal desestimados. Las tres distintas selecciones de masa corporal empleadas son: (1) la media de los valores (desestimando algunos valores); (2) la media de los valores pero empleando el algoritmo 4.1 de Mendoza *et al.* (2006) para los mesoterios; (3) la media de los valores pero sin desestimar ningún valor. (ver Fernández-Monescillo et al. 2017)

ANEXO IV. CAPÍTULO VIII. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS

Medidas (mm)/ Numero de espécimen	UNSPV 112	MNHN Bol V 6355	MACN A 11079	MNHN.F. ACH 26	MNHN Bol V 8507	MNHN Bol V 12664	MACN PV 2925	MACN PV 1111	MNHN.F. PAM 2
Especies →	<i>Trachytherus spegazzinianus</i>	<i>Trachytherus alloscus</i> (Holotipo)	<i>Eutypotherium lehmannitschei</i> (=Eu. <i>superans</i> , holotipo)	<i>Plesiotypotherium achirensense</i> , (Holotipo)	<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	<i>Mesotherium cristatum</i> (Holotipo)
MZW	34,62	28,11	36,68	49,15	54,62	43,49	52,9	51,5	68,83
PAW	57,08	64,81	57,77	58,2	65,13	55,05	63,1	66,78	74,44
SC	106,06	81,13	77,45	88,36	80,92	66,57	107	96,5	118,36
SD	27,09	38,55	33,63	34,08	35,05	31,31	46,7	42,1	75,76
SUML	27,15	14,41	16,21	18,16	17,02	15,08	22,38	22,6	27,25
SUMW	16,63	9,2	9,25	11,62	11,28	9,56	11,47	10,6	12,71
Masa corporal estimada (kg)	136,46	45,28	52,49	84,28	83,68	70,66	116,34	107,21	181,61

Tabla 4. Anexo IV. Tablas de medidas para estimar la masa corporal según el método del algoritmo 4.1 de Mendoza *et al.* (2006), que han sido empleadas en los mesoterios de este estudio. En cursiva aparecen las medidas dudosas o estimadas. (ver Fernández-Monescillo et al. 2017)

Época	Orden	N	EQ1 (Media)	EQ1 (SD)	<i>t de Student</i> (p)
Oligoceno	Artiodáctilos	9	0,51	0,24	0,045
	Notoungulados	4	0,23	0,09	
Mioceno	Artiodáctilos	8	0,55	0,21	0,012
	Notoungulados	11	0,33	0,11	

Tabla 5. Anexo IV. Resumen de los resultados de la *t de Student* en los que se muestran los resultados del cociente de encefalización (EQ1 Jerison, 1973) de los artiodáctilos, y notoungulados en el Oligoceno y en el Mioceno. Abreviaturas: N, número de muestra; SD, desviación estándar. (ver Fernández-Monescillo et al. 2017)

ANEXO IV. CAPÍTULO VIII. MORFOLOGÍA DE LA CAVIDAD CRANEANA EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE E INFERENCIAS EN LA ENCEFALIZACIÓN Y EL DESARROLLO CEREBRAL EN NOTOUNGULADOS

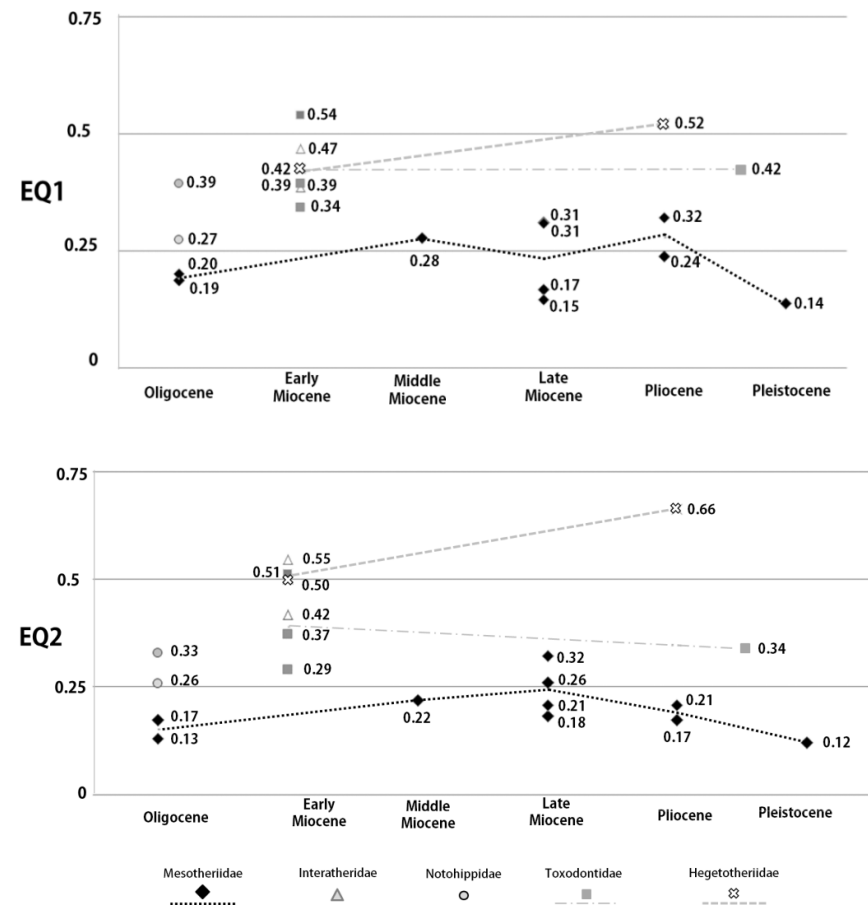


Figura 1. Anexo IV. Coeficientes de encefalización EQ1 (Jerison, 1973) y EQ2 (Eisenberg, 1981), en las distintas familias de notoungulados desde el Oligoceno al Pleistoceno. Las masas corporales se han estimado sin considerar los datos descartados, y usando el algoritmo de Mendoza *et al.*, 2006 para los mesoterios. Las líneas discontinuas indican los valores promedios. (ver tabla 3. Anexo IV). (ver Fernández-Monescillo *et al.* 2017)

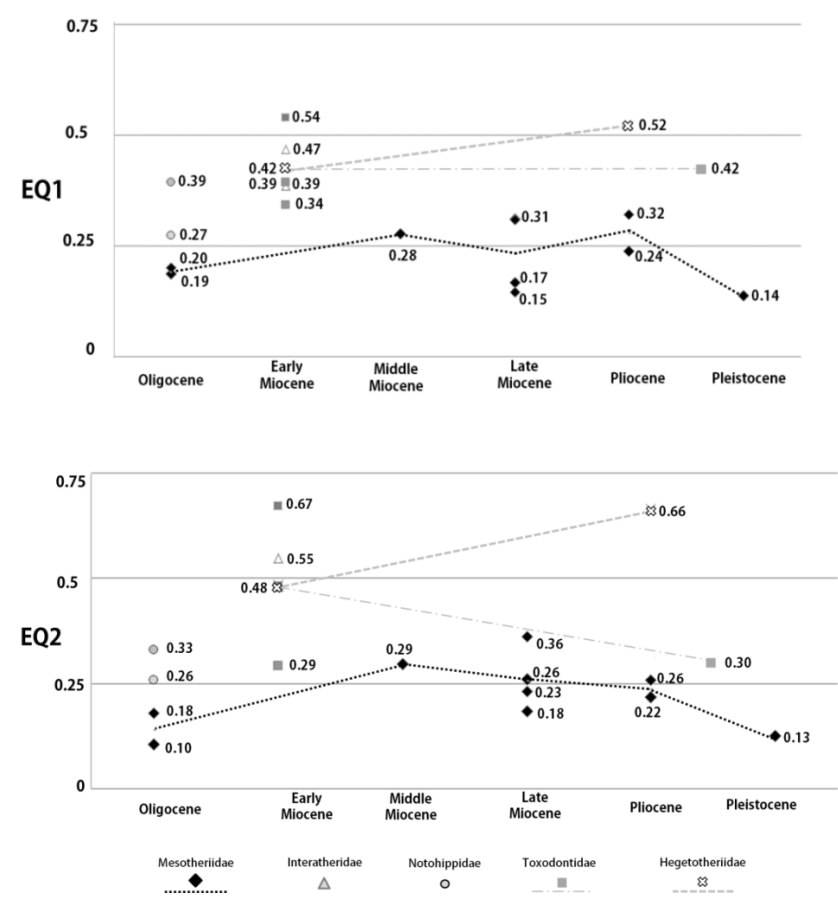


Figura 2. Anexo IV. Coeficientes de encefalización EQ1 (Jerison, 1973) y EQ2 (Eisenberg, 1981), en las distintas familias de notoungulados desde el Oligoceno al Pleistoceno. Las masas corporales han sido estimadas con todos los datos extraídos de la bibliografía para cada taxón, y datos generados en esta tesis, sin descartar ningún valor. Las líneas discontinuas indican los valores promedios. (ver tabla 3. Anexo IV). (ver Fernández-Monescillo *et al.* 2017)

ANEXO V

Capítulo X. Análisis filogenético del orden Notoungulata con especial interés en la familia Mesotheriidae

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIONES	REFERENCIA
<i>Notostylops murinus</i> Ameghino, F. 1897 (NOTOSTYLOPIDAE)	MACN PV 10499	Cráneo completo con dentición completa I1-M3 derecha e izquierda.	Simpson, 1934; Chaffee, 1952
	AMNHN 28758	Cráneo con I1-M3 derechos, y con I1-I3 y M3 izquierdos.	
	AMNHN 28614	Cráneo con dentición completa I1-M3 derecha izquierda, fragmentación borde latero caudal izquierdo.	
	AMNH 28956	Cráneo con I1-M3 izquierdos, y con I2-M3 derechos.	
	AMNHN 28634	Cráneo completo con dentición completa, y mandíbula completa.	
	AMNHN 28581	Hemimandíbula derecha con p3-m3.	
	AMNHN 28755	Hemimandíbula derecha con p3-m1, y m3, y rama mandibular, y Hemimandíbula izquierdo con p3-m1.	
	AMNHN 28614	Molde de la cavidad endocraneal.	
	MACN PV 10498	Mandíbula completa con p3-m3 derecho e izquierdo.	
<i>Thomashuxleya externa</i> Ameghino, F.1901 (ISOTEMNIDAE)	AMNH 28698	Cráneo completo con dentición completa con I1-M3 , con mandíbula con c-m3 ambos lados.	Shockey <i>et al.</i> , 2007
	AMNHN 28447	Cráneo con I2-M3 izquierdos y derechos; y mandíbula con i1-m3 ambos lados.	
	AMNH 28653	Frag distal de humero derecho.	
	AMNH 28653	Radio y ulna derechas	
	AMNH 142463	Astrágalo izquierdo	
	Ver Carrillo et al. (2017)	Material craneal, mandibular, dentario y poscraneal	
<i>Homalodotherium segoviae</i> Ameghino, F. 1889 (HOMALODOTHERIIDAE)	MNHN-SCZ 2	Cráneo completo en parte reconstruido con dentición completa.	Patterson, 1934c
	FMNHN P 13002	Serie molar izquierda P1-M3.	
	Ver Sinclair (1909)	Mandíbula y dentición inferior	
	Ver Sinclair (1909)	Mano derecha con mayoría de carpales y metacarpos y falanges reconstruidas.	
	Ver Sinclair (1909)	Pie izquierdo con calcáneo, astrágalo, cuboides, navicular y Mt I-V.	

Tabla 1. Anexo V. Continuación (1).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIONES	REFERENCIA
<i>Scarritia conquelensis</i> Simpson, 1955 (LEONTINIIDAE)	AMNH 29613	Maxilar con dentición casi completa (I1-M3 izquierdos, I1-I2, c, p1-M3 derechos).	Simpson, 1934; Chaffee, 1952.
	AMNH 29612	Mandíbula con dentición casi completa (i1-c, P2-M3 derecha; i1-c, p2 p3 derecha), y con rama mandibular derecha prácticamente completa.	Chaffee, 1952
	AMNHN 29614	Parte craneana dorsal, con maxilar con dentición: P4-M3 izquierdos, M1-M2 derechos.	
	AMNHN 29615	Frag. paladar con P2-M3 izquierdos	Chaffee, 1952
	AMNHN 29616	Frag. paladar con P3-M3 derechos	Chaffee, 1952
	AMNHN 29632	Basicráneo bien preservado: con bulas timpánicas., cóndilo occipital, forámenes craneanos.	
	AMNHN 29581	Cráneo y mandíbula	Chaffee, 1952
	AMNHN 29585	Pile derecho con calcáneo, astrágalo, cuboides, navicular, mesocuneiforme, entocuneiforme, ectocuneiforme, Mt I-V.	Chaffee, 1952
	AMNHN 29571	Esqueleto completo en posición anatómica	Chaffee, 1952
<i>Eurygenium pacegnum</i> Shockey, 1997 (NOTOHIPPIDAE)	AMNHN 13879	Esqueleto completo en posición anatómica	Chaffee, 1952
	MNHN 3643 (Holotipo)	Frag. cráneo maxilar con todos los dientes I1-M3 derecho/izquierdo y arco cigomático izquierdo.	Shockey, 1997; Shockey y Anaya, 2008
	MNHN Bol V 3645	Mandíbula completa con todos los dientes.	Shockey, 1997
	MNHN Bol V 9011	Frag. cráneo rostral con I1-M2, con nasal y premaxilar	
	MNHN Bol V 7150	Frag. de sínfisis mandibular con i1-m2 derecho, y i1-i3	
	MNHN Bol V 4276	Frag mandibular con i1-m3 derecho, y con i1-i3 izquierdo.	
	MNHN Bol V 3644	Humero, ulna y radios izquierdos, cuneiforme izquierdo, semilunar izquierdo y derecho, escafoides derecho, unciforme izquierdo, Mc I-V, fémures derecho e izquierdo, tibia izquierda, Mt III derecho, Mt III-IV izquierdos (Ver Shockey y Anaya 1997), cadera. Astrágalo, navicular, calcáneo izquierdos. Cuatro primeras vértebras lumbares, algunas vértebras cervicales, fragmentos de escapula izquierda.	Shockey, 1997; Shockey y Anaya, 2008
	UF 172432	Astrágalo, calcáneo, navicular y cuboides derechos	Shockey y Anaya, 2008

Tabla 1. Anexo V. Continuación (2).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIONES	REFERENCIA
<i>Adinotherium ovinum</i> Ameghino, F. 1907 (ver Owen, 1853) (TOXODONTIIDAE)	YPMPU 15118	Cráneo completo con dentición completa I1-M3 derecha e izquierda.	
	YPMPU 15382	Cráneo completo con dentición completa I1-M3 derecha e izquierda.	
	AMNH 9141 Ver Sinclair (1909).	Mandíbula completa con prácticamente toda la dentición.	Sinclair, 1909
<i>Colbertia magellanica</i> Price y Paula Couto, 1950 (OLDFIELDOMASSIDAE)	Ver Paula Couto (1956), y Bergqvist y Bastos, (2009).		Paula Couto, 1956; Bergqvist y Bastos, 2009
<i>Federicoanaya sallaensis</i> Hitz <i>et al.</i> , 2008 (INTERATERIIDAE)	MNHN Bol V 4500 (Holotipo)	Cráneo y mandíbula completos con vértebras cervicales asociadas, y poscraneal (húmero, ulna, radio izquierdos; ulna, radio carpales metacarpos, y falanges derechos asociados; fémur derecho, tibia y fibula fragmentada derecha.	Hitz <i>et al.</i> , 2008
	MNHN Bol V 4319	Frag de maxilar con I1-M3 izquierdo, y con P2-M2 derecho.	
	MNHN Bol V 4175	Frag. rostral de cráneo con i1-i3 izquierdos.	
	MNHN Bol V 11011	Húmero derecho.	
	MNHN Bol V 3910 Ver Hitz <i>et al.</i> (2008)	Frag. de cráneo con foramen auditivo externo, y fosa suprameatus.	
<i>Hemihegetotherium trilobus</i> Croft y Anaya, 2006 (HEGETOTHERIIDAE)	MNHN Bol V 8628 (Holotipo)	Cráneo completo con dentición completa.	Croft y Anaya, 2006
	MNHN Bol V 3671 (Paratipo)	Mandíbula con toda la dentición inferior.	Croft y Anaya, 2006
	MNHN Bol V 6387	Frag. maxilar con P2-M3 derechos, y M1-3 izquierdos	Croft y Anaya, 2006
	MNHN Bol V 8569	Fragmento distal de húmero derecho con ulna y radio asociados.	
	MNHN Bol V 8549	Húmero, radio y ulna derechos.	
	MNHN Bol V 10318	Tibia y fibula izquierdas.	

Tabla 1. Anexo V. Continuación (3).

TAXÓN	NÚMERO/SIGLA	DESCRIPCIONES	REFERENCIA
<i>Archaeohyrax suniensis</i> Billet <i>et al.</i> , 2009 (ARCHAEOHYRACIDAE)	MNHN.F. SAL 4 (Holotipo)	Cráneo completo con I3-M2 derechos, dI1,2, P1-M3 izquierdo	Billet <i>et al.</i> , 2009
	MNHN Bol V 6730 (Paratipo)	Cráneo y mandíbula unidos.	Billet <i>et al.</i> , 2009
	MNHN.F.SAL. 183 (Paratipo)	Frag. maxilar con C-M3 derecho y C-M3 izquierdos.	Billet <i>et al.</i> , 2009
	MNHN.F.SAL 313	Frag. maxilar con I1, C, P3-M3 derechos y C, P2-M2 izquierdos.	Billet <i>et al.</i> , 2009
	MNHN.F.SAL 551	Parte caudal craneal.	
	MNHN Bol V 9682	Frag. mandibular con i3-m2 derechos e izquierdos.	
	MNHN Bol V 11163	Frag. rostral de cráneo y de mandibular fusionados.	Shockey y Anaya, 2008
	MNHN Bol V 3940	Frag. craneal con P2-M3.	
	MNHN Bol V 3872	Frag. mandibular con i1-m3 derechos, y con i1 izquierdo, y fragmento de fémur izquierdo.	
	UF 1708	Astrágalo derecho.	Shockey y Anaya, 2008
	UF 10769	Astrágalo izquierdo.	Shockey y Anaya, 2008
	MNHN Bol V 10363	Frag proximal de humero derecho, y Frag. distal de radio y ulna derechos, Frag. de calcáneo derecho.	
	MNHN Bol V 11073	Frag distal de humero izquierdo.	

Tabla 1. Anexo V. Lista del material de los grupos externos a la familia Mesotheriidae empleada en la filogenia. Abreviaturas: Frag. fragmento.

TAXÓN	FAD	LAD	SALMA	YACIMIENTOS	OTRA INFORMACIÓN	FUENTES
<i>Notostylops murinus</i>	41,6	39,1	Casamayorenses/ Mayoense	Lago Colhué-Huapí, Chubut, Argentina		Madden <i>et al.</i> , 2005; Ré <i>et al.</i> , 2010; Woodburne <i>et al.</i> , 2013; Kay <i>et al.</i> , 2015
<i>Thomasbuxleya externa</i>	46,2	39	Casamayorenses	Rio Chico Este, Argentina/ Cañadon Vaca.		Woodburne <i>et al.</i> , 2013
<i>Homalodotherium segoviae</i>	19	16	Santacrucense	Santa Cruz, Argentina	Fm. Santacruz	Vizcaíno <i>et al.</i> , 2012; Perkins <i>et al.</i> , 2012
<i>Scarritia conquelensis</i>	23,4	21	Deseadense	Scarrit Pocket, Argentina	Scarrit Pocket	Marshall <i>et al.</i> , 1986
<i>Adinotherium ovinum</i>	19	16	Santacrucense	Santa Cruz, Argentina	Fm. Santacruz	Tauber, A. A., 1997
<i>Colbertia magellanica</i>	59	57	Itaboraiense	Itaborai, Brasil	Itaborai	Paula Couto, 1956
<i>Federicoanaya sallaensis</i>	29,4	24,2	Deseadense	Salla, Bolivia		Kay <i>et al.</i> , 1998; Dunn <i>et al.</i> , 2012
<i>Eurygenium pacegnum</i>	29,4	24,2	Deseadense	Salla, Bolivia		Kay <i>et al.</i> , 1998; Dunn <i>et al.</i> , 2012
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	13,8	11,8	Laventense (Q. Honda)	Quebrada Honda, Bolivia		MacFadden <i>et al.</i> , 1990; Croft y Anaya, 2006
<i>Archeohyrax suniensis</i>	29,4	24,2	Deseadense	Salla, Bolivia		Kay <i>et al.</i> , 1998; Billet <i>et al.</i> , 2009; Dunn <i>et al.</i> , 2012
<i>Trachytherus alloxus</i>	29,4	25,82	Deseadense	Salla, Bolivia	Unit 1, 5, 6 Salla	Kay <i>et al.</i> , 1998; Billet <i>et al.</i> , 2008; Dunn <i>et al.</i> , 2012.
<i>Trachytherus spenglerianus</i>	29,4	24,2	Deseadense	Salla, Bolivia; Cabeza Blanca, Argentina; Lacayani, Bolivia		Kay <i>et al.</i> , 1998; Billet <i>et al.</i> , 2008; Dunn <i>et al.</i> , 2012.
<i>Trachytherus ramirezi</i>	26,25	22,7	Deseadense	Moquegua, Perú		Shockey <i>et al.</i> , 2009; Shockey <i>et al.</i> , 2016.
<i>Plesiotypotherium achirensis</i>	10,73	5,2	Laventense/Mayoense	Achiri, Pomata Ayte, Bolivia		Esta tesis, (ver capítulo IV); Marshall <i>et al.</i> , 1992.
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	15,1	14,2	Colluncurenses, Friasiense(mioceno medio)	Choquecota, Cerdas.		Swanson et al. 1987, Marshall y Sempere 1991, Croft et al., 2016

Tabla 2. Anexo V. Continuación (1).

TAXÓN	FAD	LAD	SALMA	YACIMIENTOS	OTRA INFORMACIÓN	FUENTES
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	16,5	10,73	Laventense (Q. Honda)	Cerdas-Atocha, Quebrada Honda, Bolivia		MacFadden <i>et al.</i> , 1990; MacFadden <i>et al.</i> , 1995
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	5,3	4,5	Montehermosense	Casira, Bolivia		
Pl'. (Nazareno)	20,9	12,79	Colluncuran	Nazareno, Bolivia		Hérail <i>et al.</i> , 1996; Croft <i>et al.</i> , 2004
MNHN Bol 11753 (=GB 100)	11	10,76	Mayoense	Achiri, Bolivia		Esta tesis (ver capítulo IV)
<i>Caraguatypotherium munozzi</i>	11,4	10,6	Chasicoense	Caragua, Chile	Fm. Huaylas	Montoya <i>et al.</i> , 2017
<i>Eotypotherium chico</i>	21,7	17,4	Santacruciense	Chucal, Chile	Fm. Chucal, Miembro E3	Riquelme, 1998; Bond y García, 2002; Charrier <i>et al.</i> , 2002; Croft <i>et al.</i> , 2004; Croft <i>et al.</i> , 2008
<i>Altitypotherium paucidens</i>	21,7	17,4	Santacruciense	Chucal, Chile	Fm. Chucal, Miembro W4	Charrier <i>et al.</i> , 2002; Croft <i>et al.</i> , 2004; Croft <i>et al.</i> , 2008
<i>Altitypotherium chucalense</i>	21,7	17,4	Santacruciense	Chucal, Chile	Fm. Chucal, Miembro W4	Riquelme, 1998; Bond y García, 2002; Charrier <i>et al.</i> , 2002; Croft <i>et al.</i> , 2004; Croft <i>et al.</i> , 2008
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	16,3	10	(Friasiense/Colluncurensense)	Bondesio <i>et al.</i> (1980b); Vucetich <i>et al.</i> (1993)	Laguna Blanca, Chubut, Argentina.	Bondesio <i>et al.</i> , 1980b; Vucetich <i>et al.</i> , 1993; Kay <i>et al.</i> , 1998; Croft <i>et al.</i> , 2009
<i>Typotheriopsis chasicoensis</i>	10	9	Chasicoense	Arrollo Chasicó, Argentina.	Fm. Salicas	Flynn y Swisher, 1995; Reguero <i>et al.</i> , 2010

Tabla 2. Anexo V. Continuación (2).

TAXÓN	FAD	LAD	EDAD MAMÍFERO	YACIMIENTOS	OTRA INFORMACIÓN	FUENTES
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	5,3	3,3	Montehermosense/ Chapadmalense	Monte Hermoso, Mar de Plata, Argentina	Fm. Montehermoso	Cione <i>et al.</i> , 2007; Woodburne, 2010; Deschamps <i>et al.</i> , 2013; Tomassini <i>et al.</i> , 2013; Marshall <i>et al.</i> , 1979; Cione <i>et al.</i> , 2007; Woodburne, 2010; Tomassini <i>et al.</i> , 2013
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	9	5,3	Huayqueriense/Montermosense	Huayquerias de Mendoza, Argentina; Pampa	Fm. Huayquerias	Cione <i>et al.</i> , 2007; Woodburne, 2010; Deschamps <i>et al.</i> , 2013; Tomassini <i>et al.</i> , 2013
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	5,3	4,5	Montehermosense	Monte Hermoso, Argentina	Fm. Montehermoso	Verzi <i>et al.</i> , 2004; Soibelzon 2008; Soibelzon <i>et al.</i> , 2008a, 2008b, 2009b, 2010; Cione <i>et al.</i> , 2015.
<i>Mesotherium cristatum</i>	1,8	0,4	Ensenadense	Toscas del Rio de La Plata, Argentina	Fm. Ensenada, Fm. Miramar	Butler <i>et al.</i> , 1984; Strecker <i>et al.</i> , 1987; Strecker <i>et al.</i> , 1989; Reguero y Candela, 2011; Bonini 2014, Bonini <i>et al.</i> , 2017
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	3,54	2,97	Marplatense (Plioceno superior, pleistoceno inferior)	Corral Quemado, Catamarca	Fm. Corral Quemado	

Tabla 2. Anexo V. Fechas de origen y de extinción, edad mamíferos (*S.A.L.M.A.*), yacimientos, formaciones, y fuentes de todos los taxones empleados en el estudio filogenético. Abreviaturas: FAD *First Appearance Datum*, es la fecha inicial en la que se encuentra el taxón; LAD *Last Appearance Datum*, es la fecha ultima en la que se encuentra el taxón. Los datos aparecen en millones de años.

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
1	Rostro (Longitud total-desde el borde distal condilar hasta el borde rostral del premaxilar/Altura máxima craneal) (v. lateral)= 0, $\geq 2,8$; 1, $< 2,8$ <i>[Modificado de Carácter 1 de Cerdeño y Montalvo, 2001].</i>
2	Proceso cigomático del hueso frontal, longitud (v. dorsal) = 0, Inexistente, o extremadamente reducido; 1, Corto, invade la parte distal de la órbita; 2, Largo, prácticamente contacta con parte medial del arco zigomático <i>[Modificado del carácter 5 de Cerdeño y Montalvo, 2001].</i>
3	Proceso cigomático del hueso frontal, orientación del borde distal (v. dorsal)= 0, Laterorostral; 1, Lateral (en el plano transversal); 2, Laterodistal
4	Fosa suborbitaria (v. dorsal)= 0, Ausencia; 1, Presencia
5	Fosa suborbitaria en la plataforma infraorbital (v. dorsal)= 0, Restringida rostralmente; 1, Alcanzando la zona media; 2, Rostral y lateralizada
6	Ángulo del borde rostral del arco cigomático con el plano sagital craneal (v. dorsal)= 0, Sin ángulo marcado (prácticamente 180°); 1, Ángulo obtuso (menor de 170°); 2, Ángulo recto (90°); 3, Ángulo agudo, menor a 90° grados (concavidad rostral del arco cigomático en el borde rostromedial)
7	Fosa suprameatus (v. lateral/ v. dorsal)= 0, Ausencia; 1 Presencia
8	Borde distal de la plataforma infraorbitaria (caudal a la fosa suborbitaria en el caso de tenerla) (v. dorsal/laterodorsal)=0, Plano o cóncavo dorsalmente; 1, Convexo dorsalmente.
9	Borde dorsal de la plataforma infraorbitaria, inclinación (v. dorsal/laterodorsal)= 0, Plano, sin inclinación en el eje longitudinal; 1, Con inclinación ventrolateral; 2, Con inclinación ventrodistal
10	Cráneo dorsal (longitud total del cráneo/ longitud rostrocaudal de la cresta sagital) (v. dorsal)= 0, < 2 ; 1 $\geq 2,7$
11	Área de ocupación de la fosa infraorbitaria en el total de la plataforma infraorbitaria (v. dorsal/laterodorsal)= 0, Ocupa menos del 40 %; 1, Ocupa la práctica totalidad de la plataforma infraorbitaria
12	Altura del borde distal de la cavidad rostral del premaxilar (v. lateral)= 0, Distal al I1 pero en el premaxilar; 1, Restringido a la altura del I1; 2, A la altura de los premolares <i>[Modificado del carácter 3 de Cerdeño y Montalvo, 2001].</i>
13	Anchura posorbital del arco cigomático (borde ventral y borde dorsal) (v. lateral)= 0, Anchura continua (bordes dorsal y ventral, pseudoparalelos); 1, Anchura distalmente divergente; 2, Anchura distalmente convergente
14	Mayor anchura del arco cigomático en los alrededores de la órbita (v. lateral)= 0, Ventral a la órbita; 1, Rostral a la órbita
15	Espina rostral del premaxilar (proceso nasal) v. rostral)=0, Ausencia; 1, Presencia
16	Alargamiento del premaxilar (Longitud del paladar desde el borde distal del M3 hasta borde rostral del maxilar/longitud del premaxilar) (v. ventral)= 0, $\geq 3,2$; 1 $< 3,2$
17	Orientación del borde laterocaudal del paladar (v. ventral)=0, Transversal u orientado rostromedialmente; 1, Orientación caudomedial
18	Coana medial (v. ventral)=0, Presencia; 1, Ausencia
19	Borde rostral de la coana medial, localización (v. ventral)=0, Sobrepasa rostralmente la línea molar; 1, No sobrepasa rostralmente la línea molar
20	Foramen infraorbitario, altura (v. lateral/ventral)=0, P4 o mesial a este M1; 1, M1 <i>[Modificado del carácter 6 de Cerdeño y Montalvo, 2001; y además es el carácter 79 de Billet, 2011].</i>
21	Borde ventral del arco cigomático desde el borde rostral de la órbita hasta el borde caudal del proceso cigomático del hueso temporal (v. lateral)=0, Mayoritariamente cóncavo en toda su longitud; 1, Convexo, irregular o angulación(es) marcada(s)
22	Angulación marcada en el borde ventrocaudal del arco cigomático=0, Ausencia; 1, Presencia
23	Borde ventral y dorsal del arco cigomático, caudalmente a la órbita (v. lateral)=0, Convergentes entre sí en dirección caudodorsal , o pseudoparalelos; 1= Divergentes entre sí caudodorsalmente
24	Borde rostral del arco cigomático, altura (v. lateral)= 0, M2; 1, M1; 2, P4 o mesial a este

Tabla 3. Anexo V. Continuación (1).

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
25	Plataforma cigomática (Grado de concavidad, del borde lateral) (v. rostral / rostródorsal) = 0, Borde lateral no diferenciado; 1, Borde lateral diferenciado, formando una lámina
26	Plataforma cigomática (v. rostral)= 0, Ausencia; 1, Presencia [Modificado del carácter 8 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
27	Borde lateroventral del arco cigomático, orientación (v. rostral / rostródorsal) = 0, Laterodorsal; 1, Lateral; 2, Lateroventral o ventral
28	Borde rostral de la "muesca" lateral palatina, altura (v. ventral)=0, M2 o mesial a este; 1, M3 Distal al M3 [Modificado del carácter 11 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
29	Lacrimon: Forma (v. dorsal)=0, Redondeado / circular; 1, Pseudotriangular; 2, Pseudocuadrangular [Modificado del carácter 11 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
30	Lacrimon: borde rostral, cóncavo/convexo rostralmente (v. dorsal)= 0, Convexo; 1, Cóncavo
31	Lacrimon, proceso óseo (v. rostral/lateral)=0, Ausencia; 1, Presencia
32	Nasal, bordes laterales del nasal rostralmente (v. dorsal)= 0, Convergentes; 1, Divergentes
33	Nasal, borde lateral forma (v. dorsal)= 0, Cóncavo lateralmente; 1, Plano o convexo lateralmente
34	Nasal, angulación o depresión ventral en el contacto con el maxilar (v. lateral)= 0, Ausencia; 1, Presencia
35	Nasal, altura de la depresión ventral (v. lateral)=0, P3 o más mesial; 1, Altura del P4
36	Crestas ectopterigoideas formado por palatino/alisfenoide=0, Ausencia; 1, Presencia [Modificado del carácter 75 de Billet, 2011].
37	Bulla timpánica, con marcada globosidad ventral (v. ventral)= 0, Presencia; 1, Ausencia
38	Bulla timpánica, forma ventral (v. ventral)= 0, Redondeada; 1, Oval; 2, Rectangular
39	Bulla timpánica con marcada globosidad lateral (v. lateral)= 0, Presente; 1, Ausente
40	Bulla timpánica (grado de la globosidad) (v. lateral)=0, Globosa; 1, Poco globosa o plana
41	Bulla timpánica, proyección rostroventral del ectotimpánico (v. lateral)=0, Ausencia; 1, Presencia
42	Bulla timpánica, proyección rostroventral grado de desarrollo (v. lateral)= 0, Proyectado sin sobrepasar el borde ventral de la bulla; 1, Proyectado sobrepasando el nivel ventral de la bulla
43	Bulla timpánica, borde agudo junto al basioccipital (v. ventral o lateral).=0, Ausente; 1, Presente
44	Proceso paroccipital en corte transversal (anchura mediolateral vs longitud rostrocaudal) =0, Más largo que ancho; 1, Más ancho que largo
45	Proceso palatino doble y delgado sobre el foramen incisivo (v. ventral)=0, Presencia; 1, Ausencia
46	Proceso palatino del foramen incisivo, localización =0, En el mismo plano que el paladar (no está hundido); 1, Hundido en el foramen incisivo pero observable
47	Foramen incisivo, apariencia exterior (número de forámenes) (v. ventral): 0, Doble; 1, Uno (medial).
48	Foramen incisivo separado en la línea media por una cresta ósea que no es el proceso palatino=0, Ausencia; 1, Presencia
49	Foramen incisivo, depresión medial profunda en la parte caudal del foramen incisivo, puede sobrepasar la sutura premaxilar-maxilar
50	Forma del foramen incisivo (v. ventral)= 0, Simétrico rostral y distalmente; 1, No simétrico rostral y distalmente;
51	Depresión del foramen incisivo, bordes laterales (v. ventral)= 0, Paralelo/pseudoparalelo; 1, Rostralmente divergente

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 3. Anexo V. Continuación (2).

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
52	Mordida rodentiforme =0, Ausencia; 1, Presencia
53	Premaxilar, convergencia rostral de los bordes laterales, desde su borde caudal (v. ventral) =0, Siempre convergentes o paralelos; 1, Normalmente convergentes rostralmente o paralelos; 2, Normalmente divergentes; 3, Siempre divergentes
54	Diastema entre I1-P4, depresión cóncava en el borde lateroventral del premaxilar (v. ventral)=0, Ausencia; 1, Presencia
55	Diastema entre I1-P4, convergencia de bordes laterales (bordes laterales) (v. ventral)=0, Siempre convergentes o paralelos; 1, Normalmente paralelos o convergentes rostralmente; 2, Normalmente divergentes; 3, Siempre divergentes
56	Sutura maxilopremaxilar, recorrido transversal en el paladar (v. ventral)=0, Ligeramente convergente rostralmente; 1, Transversal (lateromedial) groseramente; 2, Ligeramente: dirigido distalmente [Modificado del carácter 77 de Billet, 2011].
57	Extremo caudodorsal del maxilar (en contacto con el nasal) en relación a la altura caudal del nasal (v. lateral /v. dorsal)=0, Menos proyectado rostralmente; 1, Prácticamente la misma altura; 2, Más proyectada caudalmente [Modificado del carácter 78 de Billet, 2011].
58	Anchura foramen incisivo (en el punto medio)/Anchura premaxilar a esa misma altura r (v. ventral)= 0, >0,25-<0,35; 1, ≤0,25; 2, ≥0,35.
59	Foramen posglenoideo (v. lateral)=0, Distal o distomedial al proceso posglenoideo; 1, Rostral al proceso posglenoideo [Carácter 104 de Billet, 2011].
60	Foramen yugular (lacerate) posterior (v. ventral)=0, Alargado transversalmente y distal a la pared posterior de la bula; 1, Redondeado y medial a la pared posterior de la bula [Carácter 107 de Billet, 2011].
61	Foramen carotideo posterior desplazado rostralmente, medial a la bula timpánica (v. ventral)=0, Ausencia; 1, Presencia [Carácter 110 de Billet, 2011].
62	El borde posterior de la bula contacta y continua con proceso paraoccipital (v. ventral)=0, Ausencia; 1, Presencia [Carácter 112 de Billet, 2011].
63	Borde laterocaudal de la porción escamosa del temporal (con independencia de las crestas nucales) (v. dorsal)=0, Cóncavo dorsalmente; 1, Plano; 2, Convexo dorsalmente
64	Crestas nucales (v. lateral, v. dorsal): 0, Poco marcadas; 1, Destacado desplazamiento dorsal
65	Diastema superior I1-I1 (v. ventral/oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia
66	Diastema superior I1-I2 (v. ventral/oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia
67	Diastema superior I2-I3 (v. ventral/oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia
68	Diastema superior I3-C (v. ventral/oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia
69	Diastema entre I1-P4 (v. ventral)=0, Ausencia; 1, Presencia
70	Diastema entre I2 -P1 (v. ventral)=0, Ausencia; 1, Presencia [Carácter 1 de Billet, 2011].
71	Diastema superior C-P1 (v. ventral/oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia
72	Diastema superior P1-P2 (v. ventral/oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
73	Tipo de dentición= 0, Corona baja; 1, Corona alta; 2, Corona de crecimiento continuo [Carácter 19 de Billet, 2011].

Tabla 3. Anexo V. Continuación (3).

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
74	Secuencia de erupción de molares respecto a los premolares=0, M3 último diente definitivo en erupcionar; 1, Premolares y molares definitivos erupcionan a la vez.; 2, Los premolares definitivos son los últimos en erupcionar [Ver Gomes Rodrigues et al., 2017a].
75	I1 (MDL/BLW) =0, ≤2; 1, 2-3; 2, ≥3
76	I1 Curvo en su recorrido (v. lateral)=0, Ausencia; 1, Presencia [Carácter 4 de Billet, 2011].
77a	I1 Forma en sección (v. oclusal)=0, Redondeado o circular; 1, Oval; 2, Arriñonado; 3, Triangular; 4, Pseudorrectangular (fuertemente alargado pero misma anchura). [Modificado del carácter 16 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
78	Borde mesial del I1 forma oclusal (v. oclusal)=0, Curvo; 1, Angulado (respecto al resto de la anchura bucolingual del diente); 2, Plano o pseudoplano
79	Borde distal del I1 forma oclusal (v. oclusal)=0, Curvo; 1, Angulado (respecto al resto de la anchura bucolingual del diente); 2, Plano o pseudoplano
80	I1 Surco lingual (v. oclusal)= 0, Ausencia; 1, Presencia [Modificado del carácter 16 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
81	I1 Numero(s) de surco lingual(es) (v. oclusal)=0, Un surco; 1, Dos surcos [Modificado del carácter 16 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
82	I1 Surco lingual tamaño (v. oclusal)=0, Ocupa muy poco del borde labial del I1; 1, Ocupa la mayor parte del borde labial del I1
83	I1 Distribución del esmalte (v. oclusal)=0, En todo el perímetro del diente; 1, Solo en cara labial, (inicialmente puede tener en todo el perímetro); 2, En todo salvo cara mesial y distal.
84	I1 Esmalte en cara labial (v. rostral)=0, Liso; 1, Estriado
85	Incisivo(s) superior(es), cingulo labial (v. oclusal)=0, Presente en todos los incisivos (salvo hipertrofia); 1, Ausencia. [Carácter 7 de Shockey et al., 2012].
86	Anchura de bordes laterales del ambos I1 (AI)/Longitud rostródistal de ambos I1 (ILO) (v. ventral/ oclusal)=0, ≤2,2; 1, 2,2-3; 2, ≥3
87	I2=0, Presencia; 1, Ausencia
88a	I2 Forma en sección (v. oclusal)=0, Redondeado o circular; 1, Oval (marcadamente alargado mesiodistalmente)
89	I2 Caniniforme (v. oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia
90a	I3 Forma en sección (v. oclusal)=0, Redondeado o circular; 1, Oval; 2, Marcadamente alargado mediodistalmente; 3, Pseudotriangular; 4, Pseudocuadrangular
91	Tamaño relativo de la corona del I1 respecto a otros incisivos (v. lateral/rostral)=0, I1 más altos que otro (s) incisivo (s); 1, I1 más bajo o similar a otro (s) incisivo (s)
92	Tamaño relativo de la corona del I2 respecto a otros incisivos (v. lateral/rostral)=0, I2 altura similar o menor a otro (s) incisivos (s); 1, I2 más altos que los otros incisivos
93	C=0, Presencia; 1, Ausencia
94	P2=0, Presencia; 1, Ausencia [Modificado del carácter 18 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
95a	P2 Forma en sección (v. oclusal)=0, Redondeado o circular; 1, Oval; 2, Pseudotriangular; 3, Pseudocuadrangular
96	P2 Parastilo (v. oclusal/ lateral)=0, Ausencia; 1, Presencia
97	P2 Surco mesial al paracono=0, Ausencia; 1, Presencia

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 3. Anexo V. Continuación (4).

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
98	P2 Parastilo y surco mesial del paracono, localización=0, En el borde labiomesial; 1, Desplazados medialmente
99	P2 Cíngulo labial=0, Presencia; 1, Ausencia
100	P2 Pliegue del paracono, y pliegue del metacono=0, Ausencia; 1, Presencia
101	P2 Metastilo=0, Ausencia; 1, Presencia
102	DP3 Pliegue lingual=0, Presencia; 1, Ausencia
103	DP3 Parastilo y pliegue del paracono
104	P3=0, Presencia; 1, Ausencia. [Modificado del carácter 26 de Croft et al., 2004].
105	P3 MDL/BLW=0, Siempre más ancho que largo; 1, Normalmente más ancho que largo; 2, Normalmente más largo que ancho; 3, Siempre más largo que ancho. [Modificado del carácter 26 de Croft et al., 2004].
106a	P3 Forma en sección=0, Subcircular; 1, Subtriangular; 2, Subcuadrangular o subrectangular
107	P3 Parastilo y surco del parastilo (v. oclusal/ lateral) =0, Siempre presente; 1, Normalmente presente; 2, Normalmente ausente; 3, Siempre ausente [Modificado del carácter 27 de Flynn et al., 2005].
108	P3 Pliegue del paracono=0, Presencia; 1, Ausencia [Modificado del carácter 27 de Flynn et al., 2005].
109	P3 Surco distal al paracono =0, Siempre ausente; 1, Normalmente ausente; 2, Normalmente presente; 3Siempre presente
110	P3 Pliegue del metacono=0, Presencia; 1, Ausencia
111	P3, (P4) Distribución exterior del esmalte (v. oclusal)=0, En todo el perímetro del diente; 1, En todo salvo cara mesial y distal; 2, En todo salvo cara mesial, distal y lingual; 3, En todo salvo cara distal
112	P3-P4 Parastilo y surco del paracono, localización=0, En el borde labiomesial; 1, Desplazados medialmente
113	P3-P4 Cíngulo del parastilo y cíngulo labial basal (v. lateral)=0, Presente; 1, Ausente. [Modificado del carácter 15 de Shockey et al., 2012].
114	P3-P4 Cíngulo mesiolingual=0, Presente; 1, Ausente
115	P3-P4 Cíngulo distolingual=0, Presente; 1, Ausente
116	P3 Cíngulo labial basal, forma=0, Redondeado; 1, Afilado
117	P3 Cíngulo labial distal (v. lateral)=0, Presencia; 1, Ausencia [Modificado del carácter 17 de Shockey et al., 2012].
118	P3 Protocono acanalado (v. oclusal/ lingual)=0, Ausencia; 1, Presencia
119	P3 Pliegue esmalte lingual=0, Ausencia; 1, Presencia
120	P3 Forma pliegue lingual (v. oclusal)=0, Débil (en borde superficial); 1, Marcado (pliegue de esmalte en el interior, con pequeña bilobulación o no)
121	DP4 Tipo de lobulación lingual=0, Bilobulado lingualmente independientemente del desgaste; 1, Trilobulado lingualmente que pasa a ser bilobulado con el desgaste
122	DP4 Parastilo y pliegue del paracono=0, Presencia; 1, Ausencia
123	P4 MLD/BLW=0, ≤0,8; 1, 0,8-1,2; 2, ≥1,2-1,8; 3, ≥1,8

Tabla 3. Anexo V. Continuación (5).

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
124	P4 Cíngulo labial distal (v. lateral)=0, Presencia; 1, Ausencia [Modificado del carácter 15 de Shockey et al., 2012].
125a	P4 Forma en sección=0, Subcircular o suboval; 1, Subtriangular; 2, Subcuadrangular; 3, Subrectangular (bilobulado marcadamente) [Modificado del carácter 19 de Flynn et al., 2005].
126	P4 Parastilo, surco y pliegue del paracono (v. oclusal/ lingual)=0, Siempre presente; 1, Normalmente presente; 2, Normalmente ausente; 3, Siempre ausente [Modificado del carácter 19 de Flynn et al., 2005].
127	P4 Surco distal al paracono=0, Ausencia; 1, Presencia
128	P4 Pliegue del metacono=0, Presencia; 1, Ausencia
129	P4 Protocono acanalado (v. oclusal/ lingual)=0, Presencia; 1, Ausencia
130	P4 Pliegue lingual de esmalte =0, Ausencia; 1, Presencia [Modificado del carácter 19 de Flynn et al., 2005].
131	P4 Intensidad del pliegue lingual (v. oclusal)=0, Débil (en borde superficial); 1, Marcado (pliegue en el interior del diente)
132	P4 Forma del pliegue lingual=0, Pliegue lingual sencillo; 1, Pliegue que forma un mini lóbulo (cr2-cro) en la matriz; 2, Pliegue de esmalte con bordes mesial y distal divergentes lingualmente con protofo y metalfo separados
133	P4 Foseta central =0, Presencia; 1, Ausencia [Carácter 28 de Billet, 2011]
134	P4 (MLD)/M1 (MDL)=0, ≤0,75; 1, ≥0,75-1; 2, ≥1-1,6; 3, ≥1,6
135	Molares superiores (M1-M3) trilobulados con poco desgaste con largo y redondeado lóbulo medial=0, Ausencia; 1, Presencia (pero desapareciendo con el desgaste); 2, Persistencia de la trilobulación
136	M1 (MDL/BLW)=0, ≥1; 1, 1-1,4; 2, ≥1,4-1,75; 3, ≥1,75-1,9; 4, ≥1,9 [Modificado del carácter 29 de Croft et al., 2004].
137a	M1 Forma en sección=0, Subcuadrangular; 1, Subtriangular a oval; 2, Subrectangular [Modificado del carácter 20 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
138a	M2 Forma en sección =0, Subtriangular; 1, Subcuadrangular; 2, Subrectangular (mayor eje mesiodistal)
139a	M3 Forma en sección =0, Subtriangular; 1, Subcuadrangular; 2, Subrectangular (mayor eje mesiodistal) [Modificado del carácter 21 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
140	Imbricación molar (El parastilo del molar distal solapa en la anchura del mesial M2-M1 o M3-M2)=0, Ausencia; 1, Presencia
141	M1-M3 Distribución exterior del esmalte (v. oclusal)=0, En todo el perímetro; 1, En todo el perímetro salvo parte de cara mesial, distal y parte de lingual; 2, En todo el perímetro salvo parte de cara mesial y distal; 3, En todo el perímetro salvo cara distal
142	M1-M3 Crista2-crochet=0, Ausencia; 1, Presencia
143	M1-M3 Crista2-crochet, localización=0, En la matriz dentaria; 1, Lingual, formando un lóbulo central independiente entre paralofo y metalfo
144	M1 Borde lingual de la crista2-crochet, (formando un marcado lóbulo medial), localización respecto a la línea lingual del paralofo y metalfo=0, Situado medialmente a la línea lingual; 1, Situado en la línea lingual, marcada por bordes linguales de paralofo y metalfo; 2, Sobresale lingualmente

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 3. Anexo V. Continuación (6).

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
145	M2 Borde lingual de la crista2-crochet, (formando un marcado lóbulo medial), localización respecto a la línea lingual del paralofo y metalofo=0, Situado medialmente a la línea lingual; 1, Situado en la línea lingual, marcada por bordes linguales de paralofo y metalofo; 2, Sobresale lingualmente
146	M3 Borde lingual de la crista2-crochet, (formando un marcado lóbulo medial), respecto a la línea lingual entre paralofo y metalofo=0, Se sitúa en la matriz dentaria; 1, En la misma línea lingual del borde lingual del paralofo y metalofo [Modificado de carácter 21 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
147	M1-M2-M3 Crista2-crochet (formando un lóbulo independiente), disposición=0, Encerrado entre paralofo y metalofo; 1, Abierto lingualmente entre paralofo y metalofo
148	M1-M3 Parastilo =0, Ausencia; 1, Presencia
149	M1, M2 Borde mesial y distal de la crista2-crochet (lóbulo medial destacado)=0, Lingualmente convergentes; 1, Paralelos; 2, Lingualmente divergentes. [Modificado del carácter 30 de Croft et al., 2004].
150	M3 Borde mesial y distal de la crista2-crochet (lóbulo medial)=0, Siempre convergentes; 1, Normalmente convergentes; 2, Normalmente paralelos; 3, Siempre paralelos
151	M2 Angulación entre borde lingual y borde mesial del diente (v. oclusal)=0 Prácticamente recto; 1, Angulo marcadamente agudo <75°
152	M2-M3 Metalofo con pliegue lingual de esmalte (v. oclusal)=0, Siempre ausente; 1, Normalmente ausente; 2, Normalmente presente; 3, Siempre presente
153	Imbricación M1-M2 (Anchura del parastilo del M2 hasta el borde lingual del metacono del M1/Anchura labiolingual del M1)=0, ≤1,20; 1, 1,20-1,50; 2, ≥1,50. [Modificado del carácter 13 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
154	M1 Foseta medial, aparición durante el desgaste (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
155	M2-M3 Valle lingual, aparición durante el desgaste (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
156	M3 Foseta mesiolabial, durante el desgaste (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
157	M1-M2 Foseta distolabial, durante el desgaste (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
158	M3 Foseta distolabial, durante el desgaste (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
159	M2-M3 Foseta distocingular (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
160	M3 Borde distal forma (v. oclusal)=0, Borde plano; 1, Presencia de metastilo, orientado distalmente
161	M2 Borde labial del diente (ectolofo) (v. oclusal)=0, Siempre recto o ligeramente cóncavo; 1, Normalmente recto ligeramente cóncavo; 2, Normalmente convexo lingualmente; 3, Siempre convexo lingualmente
162	M3 Borde labial del diente (ectolofo) (v. oclusal)=0, Siempre recto o ligeramente cóncavo; 1, Normalmente recto ligeramente cóncavo; 2, Normalmente convexo lingualmente; 3, Siempre convexo lingualmente
163	M3 Metalofo con pliegue de esmalte lingual (v. oclusal)=0 Siempre ausente; 1, Normalmente ausente; 2, Normalmente presente; 3, Siempre presente
164	M1-M2 Protocono acanalado (v. oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia [Modificado del carácter 23 de Shockey et al., 2012].
165	M3 Protocono acanalado (v. oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia [Modificado del carácter 23 de Shockey et al., 2012].
166	M1-M3 Cíngulo mesiolingual (v. oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia
167	M1-M2-M3 Cíngulo distolingual (v. oclusal)=0, Siempre presente; 1, Normalmente presente; 2, Normalmente ausente; 3, Siempre ausente
168	M1-M3 Cíngulos lingual y labial (v. oclusal)=0, Siempre presente; 1, Normalmente presente; 2, Normalmente ausente; 3, siempre ausente [Modificado del carácter 25 de Shockey et al., 2012].
169	Díastema inferior i3-c (v. oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia

Tabla 3. Anexo V. Continuación (7).

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
170	Diastema inferior c-p1 (v. oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia
171	Diastema inferior p1-p2 (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
172	Diastema i2-p4 con cresta dorsal (v. oclusal) =0, Ausencia; 1, Presencia
173	Cresta dorsal del diastema i2-p4, grado de anchura (v. oclusal)=0, Lamina delgada; 1, Lamina robusta (ensanchada)
174	Cresta dorsal del diastema i2-p4, ensanchamiento del borde distal (rostral al p4) (v. oclusal)=0, Ausencia ;1, Presencia
175	Cresta dorsal del diastema i2-p4, ensanchamiento del borde rostral (distal al i2) (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
176	Cresta dorsal del diastema i2-p4, borde dorsal (rostral al p4) aplanado (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
177	Cresta del diastema i2-p4 (v. oclusal)=0, Curvada lateralmente;1, Recta
178	Altura del borde oclusal del i1, respecto a la altura de la corona de molares y premolares (v. lateral)=0, Ventral; 1, Misma altura
179	Bordes laterales a la sínfisis, tipo de convergencia (v. ventral)=0, Rostralmente convergentes o pseudoparalelos; 1, Rostralmente divergentes
180	Borde ventral y borde dorsal del cuerpo mandibular (v. lateral)=0, Paralelos o pseudoparalelos ; 1, Convergentes rostralmente
181	Borde distal de la rama mandibular (v. lateral)=0, Recto; 1, Cóncavo distalmente; 2, Convexo distalmente
182	Bordes rostral y distal de la rama mandibular (v. lateral)=0, Convergentes dorsalmente; 1= Paralelos o pseudoparalelos
183	Borde ventrodistal de la sínfisis mandibular, en la línea media (v. ventral)=0, Convexo (sin ninguna estructura); 1, Con muesca en "V" (en la línea media); 2, Concavidad amplia
184	Altura transversal del borde distal de la sínfisis mandibular (v. dorsal) =0, Altura del p3, o mesial a este; 1, Altura del p4; 2, Altura del m1
185	Líneas labiales (establecidas según el borde lateral de los molares inferiores; m1-m3) (v. dorsal)=0, Convergente rostralmente; 1, Pseudoparalelo
186	Proceso coronoide, disposición (v. dorsal)=0, En el mismo eje que la rama mandibular; 1, Inclinado medialmente
	[Carácter 132 de Billet, 2011].
187	i1, i2 Esmalte en borde lingual (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
188a	i1 Forma en sección=0, Circular o redondeado; 1, Oval; 2, Trapezoidal; 3, Pseudotriangular; 4, Pseudocuadrangular; 5, Pseudorectangular (alargado mesiodistalmente con una anchura continua similar).
	[Modificado del carácter 23 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
189	i1 Ancho bucolingual (v. oclusal)=0, Anchura similar en todo el diente, o mayor anchura en zona medial; 1, Más ancho en parte distal; 2, Más ancho en parte mesial
190	i1 Surco lingual (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia.
	[Modificado del carácter 23 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
191	i1 Borde distal cóncavo en el que encaja el i2 (en individuos adultos) (v. oclusal)=0, Siempre ausente; 1, Normalmente ausente; 2, Normalmente presente; 3, Siempre presente
192	i1 Cara labial textura (v. oclusal)=0, Lisa; 1, Estriada
193a	i2 Forma en sección (v. oclusal)=0, Circular o redondeado; 1, Oval; 2, Trapezoidal; 3, Pseudotriangular; 4, Pseudocuadrangular; 5, Pseudorectangular (alargado mesiodistalmente con una anchura continua similar)
194a	i2 Disposición del esmalte (v. oclusal) =0, Todo el perímetro del diente; 1, Solo cara labial (puede ser también distal de forma continua); 2, Todo salvo cara distal; 3, Cara labial y parte lingual (sin conexión entre ambos)
195	i1, i2, (i3) Cíngulo labial (v. lateral)=0, Presencia; 1, Ausencia
196a	i3 Forma de la corona en sección (v. oclusal)=0, Circular o redondeado; 1, Oval; 2, Trapezoidal; 3, Pseudotriangular; 4, Pseudocuadrangular; 5,Pseudorectangular (alargado mesiodistalmente con una anchura continua similar)
197	p4 (MDL/BLW)=0, Siempre ≤1,5; Normalmente ≤1,5; 2, Normalmente >1,5; 3, Siempre >1,5

Tabla 3. Anexo V. Continuación (8).

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
198	p4 Pliegue labial de esmalte (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
199	p4 Pliegue labial de esmalte, forma (v. oclusal)=0, Simplemente formando una concavidad; 1, Esmalte formando un vértice agudo; 2, Pliegue doble de esmalte, formando un espacio interno; 3, Pliegue doble, que forma una separación entre trigónido y talónido
200	p4 Pliegue de esmalte o surco lingual (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
201	p4 Pliegue de esmalte o surco lingual, forma (v. oclusal)=0, Simplemente forma una concavidad; 1, Entrada lingual formando un vértice agudo; 2, Pliegue doble de esmalte, formando un espacio.
202	p4 Esmalte, distribución (v. oclusal)=0, Presencia en todo el perímetro del diente; 1, Ausencia en el borde mesiolingual del paralófidio y en la cara distal del talónido; 2, Ausencia exclusiva en la cara distal del talónido. [Carácter 13 de Shockey et al., 2012].
203	p4 Cemento (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
204	p4 Grosor cemento, independientemente de su disposición (v. oclusal)=0, No llega a superar el grosor del esmalte; 1, Supera el grosor del esmalte
205	p4 Cemento, distribución (v. oclusal)=0, En cara lingual mayoritariamente; 1, En cara labial mayoritariamente; 2, En todo el perímetro
206	p4 Fosétida entolófidio (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
207	m1-m2 Cingúlido del paraconido (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia [Carácter 37 de Shockey et al., 2012].
208	m1-m2 Pliegue lingual en el trigónido (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
209	m1-m2 Pliegue lingual (a la altura del trigónido-talónido) (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
210	m1-m2 Pliegue lingual (a la altura del trigónido-talónido), forma (v. oclusal)=0, Simplemente formando una concavidad, o un ángulo en "V" de esmalte; 1, Formando un pliegue doble de esmalte
211	m1 Pliegue lingual en el talónido (v. oclusal)=0, Presente; 1, Ausente
212	m2 Pliegue lingual en el talónido (v. oclusal)=0, Siempre presente; 1, Normalmente presente; 2, Normalmente ausente; 3, Siempre ausente
213	m2 Pliegue lingual en el talónido, número (v. oclusal)=0, Dos; 1, Uno
214	m3 Pliegue lingual (en el trigónido) (v. oclusal)=0, Ausencia; 1 Presencia
215	m3 Pliegue labial (a la altura del trigónido-talónido) (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
216	m3 Pliegue lingual en el talónido (v. oclusal)=0, Siempre presente; 1, Normalmente presente; 2, Normalmente ausente; 3 Siempre ausente. [Carácter 33 en Croft et al., 2004].
217	m3 Pliegue lingual en el talónido, número (v. oclusal)=0, Dos; 1, Uno
218	m3 Fosétida trigónido durante el desgaste (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
219	m3 Fosétida trigónido-talónido durante el desgaste (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia. [Modificado del carácter 25 de Cerdeño y Montalvo, 2001].
220	m3 Fosétida del entolófidio durante el desgaste (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia
221	Longitud distal mandibular desde el borde distal del talónido del m3/longitud mesiodistal de la serie molar (m1-m3) (v. lateral) =0, $\geq 2,2$; 1, 1,45-2,2 ; 2, $\leq 1,45$
222	Pequeña fosétida redondeada entre entolófidio e hipolófidio del m3 (v. oclusal)=0, Ausencia; 1, Presencia. [Carácter 67 de Billet et al., 2011].
223	m2-m3 Cingulo mesial (v. oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia

Tabla 3. Anexo V. Continuación (9).

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
224	m2-m3 Cíngulo labial (v. oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia
225	m2-m3 Cíngulo lingual (v. oclusal)=0, Presencia; 1, Ausencia
226	m1-m3 Borde lingual (v. oclusal)=0, Borde lingual del trigónido se sitúa a la misma altura lingual del talónido o labial a este; 1, Borde lingual del trigónido más desplazado lingualmente que el del talónido
227	m1 (MDL/BLW)=0, Siempre ≤1,6; 1, Normalmente ≤1,6; 2, Normalmente >1,6; 3, Siempre >1,6
228	m2 (MLD/BLW)=0, Siempre ≤1,6; 1, Normalmente ≤1,6; 2, Normalmente ≥1,6; 3, Siempre ≥1,6
229	m3 (MDL/BLW)=0, Siempre ≤3; 1, Normalmente ≤3; 2, Normalmente >3; 3, Siempre >3
230	m3 (MLD)/Talónido m3 (MLD)=0, <1,4; 1, ≥1,4
231	m1 (BLW) / m2 (BLW)=0, Siempre ≤1; 1, Normalmente ≤1; 2, Normalmente >1; 3, Siempre >1
232	Escápula: Longitud proximodistal/Ancho craneocaudal (v. lateral)=0, <1,8; 1, >1,8
233	Escápula: <i>Supraspinatus fossa</i> , forma (v. lateral)=0, Pseudooval; 1, Triangular; 2, Rectangular
234	Escápula: Extensión distal del acromion, altura (<i>Hamatus process</i>) (v. lateral)=0, A la altura de la cavidad glenoidea; 1 Distal a la cavidad glenoidea; 2, Proyectado proximalmente a la cavidad glenoidea [Modificado del carácter 44 de Shockey et al., 2012].
235	Escápula: Extensión distal del metacromion, altura (<i>Suprabamatus process</i>) (v. lateral)=0, A la altura de la cavidad glenoidea; 1 Distal a la cavidad glenoidea; 2, Proyectado proximalmente a la cavidad glenoidea [Modificado del carácter 45 de Shockey et al., 2012].
236	Escápula: Extensión distal del metacromion, orientación y proyección (<i>suprabamatus process</i>) (v. lateral)=0, Caudoproximal; 1, Distocaudal
237	Escápula: Presencia de metacromion secundario (v. lateral)=0, Ausencia; 1, Presencia. [Modificado del carácter 46 de Shockey et al., 2012].
238	Escápula: Trayecto de la espina escapular (v. lateral)=0, En el eje medial escapular; 1, Diagonal al eje mayor escapular
239	Escápula: Fosa posescapular patente y proyectada caudalmente (v. lateral)=0, Ausente; 1, Presente
240	Escápula: Forma del proceso coracoideo (v. proximal)=0, Distintivo con punta; 1, Presente y sin punta; 2, Proceso indistinto o ausente, tuberosidad escapular pequeña [Modificado del carácter 43 de Shockey et al., 2012].
241	Húmero: Cresta deltoidea, formando una lámina lateral (v. craneal)=0, Presente; 1, Ausente [Modificado del carácter 49 de Shockey et al., 2012].
242	Húmero: Cresta deltoidea, eje transversal (v. craneal)=0, No sobrepasa el eje lateral del trocánter, o prácticamente el mismo límite; 1, Sobrepasa lateralmente el borde lateral [Modificado del carácter 49 de Shockey et al., 2012].
243	Húmero: Cresta deltoidea límite distal (v. craneal)=0, Sobrepasa la mitad proximal; 1, No sobrepasa la mitad proximal [Modificado del carácter 49 de Shockey et al. 2012].
244	Húmero: Cresta pectoral, límite distal (v. craneal)=0, Sobrepasa la mitad proximal; 1, No sobrepasa la mitad proximal [Modificado del carácter 50 de Shockey et al. 2012].
245	Húmero: Tuberosidad para el <i>teres major</i> (v. craneal)=0, Presencia; 1, Ausencia [Carácter 51 de Shockey et al., 2012].

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 3. Anexo V. Continuación (10).

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
246	Húmero: Cresta supinadora (<i>cresta supracondylaris lateralis</i>)=0, Bien desarrollada ancha y delgada; 1, Poco desarrollada o ausente [Modificado del carácter 52 de Shockey et al. (2012)].
247	Húmero: Cresta supinadora (<i>cresta supracondylaris lateralis</i>), orientación o proyección=0, Caudolateral; 1, Lateral [Modificado del carácter 52 de Shockey et al., 2012].
248	Húmero: Extensión medial del proceso entepicondilar (v. craneal/caudal)=0, Formando una proyección medial robusta; 1, Ligera o poco marcada
249	Húmero: Foramen entepicondilar (v. craneomedial)=0, Presencia; 1, Ausencia [Modificado del carácter 53 de Shockey et al., 2012].
250	Húmero: Faceta para el <i>abductor pollicis longus</i> masiva (más grande que las demás facetas del entepicóndilo) y posicionada distalmente.=0, Ausente; 1, Presente
251	Húmero: Distalmente al capítulo (v. craneal)=0, <i>Fossa radialis</i> (cerrado);1, Foramen supratroclear (abierto)
252	Húmero: Borde distal del borde troclear medial (v. craneal/caudal) A la misma altura del <i>capitulum</i> ; 1, Es el propio limite distal del húmero [Modificado del carácter 50 de Shockey et al., 2012]; ver Shockey y Flynn, 2007].
253	Húmero: Índice braquial (BIr)=0, 90<BI<100; 1, 1, ≤90 ≥100 [Modificado del carácter 56 de Shockey et al., 2012].
254	Ulna: Borde craneal del olecranon (v. lateral)=0, Desplazado distalmente; 1, En el mismo eje del borde craneal; 2, Borde craneal inclinado cranealmente
255	Ulna: Borde caudal del olecranon (v. lateral)=0, Desplazado distalmente; 1, En el mismo eje del borde craneal; 2, Borde caudal inclinado cranealmente [Modificado del carácter 57 de Shockey et al., 2012].
256	Ulna: Eje del olecranon (v. craneal)=0, Mismo eje que el cuerpo ulnar; 1, Orientado medialmente [Modificado del carácter 58 de Shockey et al., 2012].
257	Ulna: Borde distal del cuerpo ulnar, forma (v. lateral)=0, Cóncavo distalmente, o plano; 1, Convexo distalmente
258	Ulna: Faceta ulnospisiforme=0, Presencia; 1, Ausencia. [Modificado del carácter 64 de Shockey et al. 2012].
259	Radio: Fosa de la cabeza radial, forma=0, Fosa cóncava; 1, Fosa ondulada. [Modificado del carácter 60 de Shockey et al., 2012].
260	Radio: Eminencia capitular en la cabeza radial =0, Ausencia; 1, Presencia [Carácter 61 de Shockey et al., 2012].
261	Radio: Faceta para el sesamoideo radial del codo (v. lateral)=0, Ausencia; 1, Presencia
262	Radio: Proceso estiloides=0, Ausencia; 1 Presencia [Modificado del carácter 57 de Shockey et al., 2012].
263	Sesamoideo radial del codo=0, Ausencia; 1 Presencia [Carácter 62 de Shockey et al., 2012].
264	Mc I=0, Presencia; 1, Ausencia [Modificado del Carácter 72 de Shockey et al., 2012].
265	Mc I: Forma (v. dorsal)=0, Recto; 1, Curvo medialmente

Tabla 3. Anexo V. Continuación (11).

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
266	Mc I: Epífisis distal (v. dorsal)=0, Epífisis distal fuertemente ensanchada; 1, Delgada (prácticamente la misma anchura que la diáfisis)
267	Mc II: Forma (v. dorsal)=0, Mínima curvatura medial; 1, Recto
268	Mc II: Bordes lateral y medial (v. dorsal)=0 Borde medial cóncavo y lateral recto; 1, Ambos bordes rectos; 2, Borde lateral y medial cóncavos hacia el plano medial
269	Mc III: Borde laterodorsal de la epífisis proximal (v. dorsal)=0, Poco desarrollada o ligeramente cóncava; 1, Angulación marcada
270	Mc III: Borde lateral y medial a partir de la parte media de la diáfisis (v. dorsal)=0, Paralelos; 1, Divergentes distalmente
271	Mc V=0, Presencia; 1, Ausencia [Modificado del Carácter 72 de Shockey et al., 2012].
272	Mc V Forma (v. dorsal)=0, Recto; 1, Curvo medialmente
273	Semilunar: Forma (v. dorsal)=0, Borde dorsal cuadrado; 1, Rectangular con eje transversal marcado
274	Piramidal: Forma (v. dorsal)=0, Borde distal prácticamente misma anchura que el proximal; 1, Borde distal fuertemente reducido en anchura
275	Pisiforme: Forma (v. dorsal)=0, Curvo, 1, Recto
276	Unciforme: Longitud mayor proximodistal del unciforme (v. dorsal)=0, En el eje medio del unciforme; 1, En la parte medial del unciforme
277	Falanges ungueales del dedo III: ensanchamiento distal (v. dorsal o palmar)=0, Borde distal más ancho lateromedialmente que el proximal; 1, Bordes laterales rostralmente convergentes. [Modificado del carácter 69 de Shockey et al., 2012].
278	Fisura medial en la falange ungual (v. dorsal)=0, Ausente; 1, Presente [Carácter 70 de Shockey et al., 2012].
279	Longitud relativa de Mc III/ Mt III=0, Ratio de longitud de Mc III/Mt III menor o igual a 1.5; 1, Ratio de longitud de Mc III / Mt III mayor a 1.5
280	Fémur: Longitud proximodistal del tercer trocánter=0, Mayor a la mitad del fémur; 1, Reducida
281	Fémur: Borde proximal del trocánter mayor del fémur proximal a la cabeza del fémur (v. proximal)=0, Presencia; 1, Ausencia (prácticamente la misma altura)
282	Fémur: Trocánter menor =0, Ausencia; 1, Presencia
283	Tibia y fibula fusionadas proximalmente (v. craneal o caudal)=0, Ausencia; 1, Presencia
284	Tibia y fibula fusionadas distalmente (v. craneal o caudal)=0, Ausencia; 1, Presencia
285	Astrágalo: Foramen astragalar superior =0, Presente; 1, Ausente [Modificado del carácter 78 de Shockey et al., 2012].
286	Astrágalo: Forma del cuello del astrágalo (v. dorsal)=0, Bien definido; 1, Muy corto (sin constricción) [Carácter 80 de Shockey et al., 2012].
287	Astrágalo: Forma de la cabeza astragalar (v. dorsal)=0, Subesférica que no cubre el cuerpo lateral en vista dorsal; 1, Ovoide, con expansión lateral más allá del punto medio del cuerpo en vista distal; 2, Forma de lagrimea, debido a expansión plantar y lateral de la cabeza [Carácter 81 de Shockey et al., 2012].
288	Astrágalo: Simetría de la tróclea del astrágalo (v. distal)=0, Bordes lateral y mesial simétricos entre sí; 1, Borde lateral de la tróclea mayor que le medial (asimétricos). [Modificado del carácter 83 de Shockey et al., 2012].
289	Astrágalo: Proceso fibular del astrágalo, proyección lateral (v. dorsal)=0, Ausencia; 1, Presencia

Tabla 3. Anexo V. Continuación (12).

Nº	DESCRIPCIÓN DEL CARÁCTER Y ESTADOS DE CARÁCTER
290	Calcáneo: Orientación de la prominencia dorsal del calcáneo (v. dorsal) =0, Oblicua; 1, transversal <i>[Carácter 73 de Shockey et al., 2012].</i>
291	Calcáneo: Faceta fibular del calcáneo, tamaño (v. dorsal)=0, Pequeña o ausente; 1, Grande <i>[Modificado del carácter 74 de Shockey et al., 2012].</i>
292	Calcáneo: Faceta fibular del calcáneo, forma (v. dorsal)=0, Lenticular; 1, Subcuadrangular; 2, Forma de cuña (más transversal que distal) <i>[Modificado del carácter 75 de Shockey et al.,2012].</i>
293	Calcáneo: Orientación de la faceta ectal del calcáneo o astrágalo (v. dorsal)=0, Horizontal; 1, Escalonada entre calcáneo y astrágalo <i>[Carácter 76 de Shockey et al., 2012].</i>
294	Calcáneo: Faceta calcaneonavicular=0, Ausente; 1, Presente <i>[Modificado del carácter 77 de Shockey et al., 2012].</i>
295	Navicular: Proyección proximomedial del navicular (v. lateral)=0, Presencia; 1 Ausencia

Tabla 3. Anexo V. Lista de caracteres morfológicos empleados en la filogenia. a; indica los caracteres que son no aditivos. Abreviaturas: v., vista.

ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE

TAXONES↓/CARACTERES→	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>Notostylops murinus</i>	0	0	0	0	-	1	0	?	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	-
<i>Thomasbuxleya externa</i>	0	?	?	0	-	1	0	?	0	0	-	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	2	-
<i>Homalodotherium segoviae</i>	0	1	?	0	-	0	0	?	?	0	-	2	0	0	0	?	1	0	1	1	0	0	0	0	-
<i>Scarritia conquelensis</i>	1	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	2	0	0	0	?	?	?	?	1	1	1	0	1	-
<i>Adinotherium ovinum</i>	1	?	1	?	-	1	0	?	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	-
<i>Colbertia magellanica</i>	?	?	?	0	-	1	?	?	0	0	-	?	?	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?	2	-
<i>Federicoanaya sallaensis</i>	0	1	0	?	?	1	1	?	?	1	?	0	1	?	0	1	0	?	?	1	1	1	1	0	-
<i>Eurygenium pacegnum</i>	1	1	1	1	2	1	?	0	2	?	?	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	?	1	1	-
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	1	1	2	0	-	2	0	1	2	1	-	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Archeohyrax suniensis</i>	0	1	2	0	-	1	1	0	0	-	-	1	0	0	1	0	?	?	?	1	1	?	?	0	-
<i>Trachytberus alloccus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	-	?	1	0	?	1	-
<i>Trachytberus spegazzinianus</i>	1	?	?	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	1	1	?	?	1	-
<i>Trachytberus ramirezi</i>	?	?	1	1	0	1	1	?	?	0	0	1	0	0	?	0	1	?	?	0	1	?	?	1	-
<i>Plesiotypotherium achireense</i>	1	2	2	1	1&2	1	0	0	0&1	0	0&1	1	1	0	1	1	1	1	-	1	0	1	0	1	0
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	1	1	2	1	1	1	0	1	2	0	0	2	0	0	?	?	1	1	-	1	1	1	0	1	0
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Plesiotypotherium casireense</i>	1	2	2	1	1	2	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	-	1	0	1	0	1	0
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>	?	2	2	1	2	1	?	?	?	0	?	1	?	0	1	?	?	?	?	1	?	?	?	1	0
MNHN Bol V 11753 (GB 100)	?	?	?	1	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Caraguatypotherium munozi</i>	1	?	?	1	2	1	?	0	0	0	1	1	?	0	1	1	?	?	?	1	?	?	?	1	0
<i>Eotypotherium chico</i>	?	?	?	1	2	1	?	0	?	?	1	?	?	0	?	?	1	?	?	1	?	?	?	1	0
<i>Altitypotherium paucidens</i>	?	?	?	1	2	1	?	?	1	?	0	?	?	0	?	?	1	?	?	1	?	?	?	1	0
<i>Altitypotherium chucalense</i>	?	?	?	1	2	1	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	1	1	-	1	?	?	?	1	0
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	1	?	?	1	1	1&2	?	1	1	0	1	1	?	?	1	?	-	1	?	1	1	1	0	1	0&1
<i>Typotheriopsis chasicoensis</i>	1	2	2	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	-	1	1	1	0	1	1
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	1	2	1&2	0&1	1	2	0	0	1	0	0&1	1	0	0	1	1	1	1	-	1	0	0&1	0&1	1	0&1
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	1	2	2	1	1	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	-	1	0	0	0&1	1	0
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesotherium cristatum</i>	1	?	2	0	-	3	0	-	2	0	?	0	2	0	1	1	1	1	-	1	0	0	1	1	0
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	1	2	2	2	2	2	0	0	?	?	0	?	0	0	1	?	1	1	-	1	0	0	0	1	1

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 4. Anexo V. Continuación (1).

TAXONES↓/CARACTERES→	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
<i>Notostylaps murinus</i>	0	2	0	?	?	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-	0&1	?	0	0	0	0	0	0
<i>Thomasbuxleya externa</i>	0	?	1	?	?	0	?	?	0	-	1	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Homalodotherium segoviae</i>	0	1	1	?	?	?	1	0	?	?	1	0	0	0	0	0	-	0	?	0	0	0	0	?	1
<i>Scarritia conquelensis</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	?	?	?
<i>Adinotherium ovinum</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1&2	0	0	0	-	0&1	1	?	?	0	1	0	1
<i>Colbertia magellanica</i>	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	0	0	-	1	?	?	?	?	?	?	?
<i>Federicoanaya sallaensis</i>	0	2	1	0	0	1	0	1	0	-	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?
<i>Eurygenium pacegnum</i>	0	1	1	?	0	?	0	0	0	-	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	1
<i>Hemiheterotherium trilobus</i>	1	0	2	1	0	1	0	1	0	-	1	1	-	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Archeohyrax sumiensis</i>	0	2	1	1	0	1	0	1	0	-	1	0	1	0	0	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?
<i>Trachytberus alloxus</i>	0	0	1	1	?	?	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	?	0	0
<i>Trachytberus spegazzinianus</i>	0	0	1&2	?	?	?	0	1	0	-	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	1
<i>Trachytberus ramirezi</i>	0	0	1	?	?	?	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	0	1
<i>Plesiotypotherium achirens</i>	1	1&2	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	-	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	1	1	1	?	?	1	0	1	?	?	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium casirens</i>	1	2	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	-	1	-	1	1	-	0	1	-	1	0	0	1
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>	1	1	1	1	0	?	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MNHN Bol V 11753 (GB 100)	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Caraguatypotherium munozi</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	-	1	?	1	-	1	0	0	1
<i>Eotypotherium chico</i>	1	1	1	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Altitypotherium paucidens</i>	1	1	1	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	-	0	1	0	0
<i>Altitypotherium chucalense</i>	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	1	1	-	0	0	0	-	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	1	2	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	?	1	1	1	0	?	?	1	-	1	0	0	0
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	1	2	1	1	?	1	0	1	1	0	1	1	?	1	1	1	0	?	0	?	-	1	0	?	1
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	1	2	1	1&2	1	1	0	1	1	0	1	1	?	1	1	1	1	?	0&1	1	-	1	0	1	1
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	1	2	1	1	1	1	?	?	1	?	1	1	?	1	1	1	1	?	0	1	-	?	0	1	?
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesotherium cristatum</i>	1	2	1	2	1	1	0	1	1	1	1	0&1	-	0	0	1	1	?	1	1	-	1	0	1	1
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	1	1	?	?	1	1	0	?	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	?	?	?	0	?	?

Tabla 4. Anexo V. Continuación (2).

TAXONES↓/CARACTERES→	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
<i>Notostylops murinus</i>	-	1	0	-	-	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Thomasbuxleya externa</i>	?	0	0	-	-	?	0	?	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?	0
<i>Homalodotherium segoviae</i>	-	0	0	-	-	2	?	0	0	0	?	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>Scarritia conquelensis</i>	?	0	?	-	-	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	1	0	1	0	?	1	0	0	0	?
<i>Adinotherium ovinum</i>	1	0	3	-	-	2	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1
<i>Colbertia magellanica</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	?
<i>Federicoanaya sallaei</i>	?	0	0	-	-	1	2	2	?	0	?	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	2	0
<i>Eurygenium pacegnum</i>	0	0	0	-	-	1	?	1	?	?	?	?	0	?	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	0	1	0	-	-	1	2	2	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	2	2	2
<i>Archeohyrax sumiensis</i>	?	1	0	-	-	?	1	?	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2
<i>Trachytberus alloxus</i>	1	1	0	-	-	0	0	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	0	0	0
<i>Trachytberus spegazzinianus</i>	1	1	0	-	-	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	1	?	0
<i>Trachytberus ramirezi</i>	1	1	0	-	-	0	0	-	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	-	-	-	1	-	-	-	2	2	0
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	-	-	-	1	-	-	-	2	2	0
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	?	0	-	-	-	1	-	-	-	2	2	0
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>	?	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	-	-	-	1	-	-	-	2	?	0
MNHN Bol V 11753 (GB 100)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Caragatypotherium munozzi</i>	1	1	0	0	0	?	0	0	1	1	0	1	?	?	0	-	-	-	1	-	-	-	2	?	0
<i>Eotypotherium chico</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	2	?
<i>Altitypotherium paucidentis</i>	0	?	0	0	0	1	?	0	?	?	?	?	?	?	1	-	-	-	1	-	-	-	2	2	0
<i>Altitypotherium chucalense</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	2	?
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	?	-	-	-	1	-	-	-	2	2	0
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	?	-	-	-	1	-	-	-	2	?	0
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	1	1	0&1	0	0&1&2	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	-	-	-	1	-	-	-	2	2	0
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	1	1	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesotherium cristatum</i>	1	1	1	0	3	1	0	0	1	1	0	1	1&2	1	0	-	-	-	1	-	-	-	2	2	1
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	?	1	?	?	?	?	0	?	?	1	0	1	0	1	?	?	?	?	1	-	-	-	2	2	?

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 4. Anexo V. Continuación (3).

TAXONES↓/CARACTERES→	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
<i>Notostylops murinus</i>	1	0	1	0	0	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	-	0	0
<i>Thomasbuxleya externa</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	?	0
<i>Homalodotherium segoviae</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	-	0	1	1	4	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0
<i>Scarritia conquelensis</i>	0	0	2	1	?	?	?	0	0	?	-	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0
<i>Adinotherium ovinum</i>	0	3	2	1	0	-	-	0	0	1	-	0	0	0	0	1	1	0	0	3	0	0	-	1	1
<i>Colbertia magellanica</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	-	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Federicoanaya sallaensis</i>	0	4	0	1	0	-	-	0	0	1	-	0	1	1	1	1	0	0	0	2	1	1	0	1	1
<i>Eurygenium pacegnum</i>	0	4	2	2	0	-	-	0	0	1	-	0	0	1	4	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	0	4	2	0	0	-	-	0	0	1	0	0	1	1	3	0	0	0	0	3	1	0	-	1	0
<i>Archeohyrax sumiensis</i>	0	1	0	1	0	-	-	0	0	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	2	0	0	-	1	0
<i>Trachytberus alloxus</i>	1	1	0	1	0	-	-	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>Trachytberus spegazzinianus</i>	1	1	0	1	0	-	-	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>Trachytberus ramirezi</i>	1	1	0	1	0	-	-	1	0	1	?	0	0	1	0	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	1	2	2	0	1	0	?	2	0	1	0	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	1	1	2	1	0	-	-	2	0	1	1	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	1	2	2	0	1	0&1	?	2	0	1	0	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>	1	1	2	0	0	-	-	?	?	1	0	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
MNHN Bol V 11753 (GB 100)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Caragutypotherium munozzi</i>	1	2	2	1	1	0	?	2	0	1	0	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Eotypotherium chico</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Altitypotherium paucidens</i>	1	1	2	0	0	-	-	0	0	1	0	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Altitypotherium chucalense</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	1	2	2	0	1	0	0	2	0	1	0	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	1	2	0	0	1	0	0	2	0	1	0	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	1	2	2	0	1	0	0	2	0	1	0	?	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	?	2	2	?	1	0	?	2	0	1	0	1	?	?	?	?	?	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesotherium cristatum</i>	?	4	2	0	1	0	1	2	1	1	2	?	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	1	2	2	?	1	?	?	2	0	1	0	1	?	?	?	?	?	1	1	-	-	-	?	-	-

Tabla 4. Anexo V. Continuación (4).

TAXONES↓/CARACTERES→	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125
<i>Notostylops murinus</i>	0	?	?	0	3	0	0	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	0	0	-	?	?	0	1	0
<i>Thomasbuxleya externa</i>	0	?	?	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	1	0	?	0	0	0	-	?	?	0	1	?
<i>Homalodotherium segoviae</i>	0	?	?	0	0	0	2	1	0	1	0	-	0	?	1	0	0	1	0	-	?	?	0	0	?
<i>Scarritia conquelensis</i>	0	?	?	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	?	?	0	1	2
<i>Adinotherium ovinum</i>	0	?	?	0	3	0	3	0	0	0	2	0	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	1	1	2
<i>Colbertia magellanica</i>	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0&1	0&1	1	1	0	0	-	?	?	0	1	0
<i>Federicoanaya sallaei</i>	0	?	?	0	3	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	1	1	1
<i>Eurygenium pacegnum</i>	1	?	?	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	1	1	1
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	0	?	?	0	3	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	2	1	2
<i>Archeohyrax sumiensis</i>	0	?	?	0	3	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	2	1	1
<i>Trachytberus alloxus</i>	?	?	?	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	1	1	2
<i>Trachytberus spegazziniani</i>	?	?	?	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	0	1	2
<i>Trachytberus ramirezi</i>	?	?	?	0	0	2	3	?	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	0	1	2
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	-	?	?	0	3	1	0	0	2	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	0	0	1	1	1
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	-	?	?	0	3	1	0	0	3	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	?	1	1&2
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	-	?	?	0	3	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	1	1	1
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>	-	?	?	0	3	1	0	0	?	?	?	?	1	1	1	1	1	?	0	-	?	?	1	1	1
MNHN Bol V 11753 (GB 100)	?	?	?	0	3	1	0	0	3	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	0	0	1	1	2
<i>Caragatypotherium munozzi</i>	-	?	?	0	3	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	?	?	1	1	2
<i>Eotypotherium chico</i>	-	?	?	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	1	1	1
<i>Altitypotherium paucidentis</i>	-	?	?	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	?	?	1	1	1
<i>Altitypotherium chucalense</i>	-	?	?	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	1	1	1
<i>Eutypotherium lehmannschei</i>	-	?	?	?	2&3	1&2	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	0	1	1	1	1
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	-	1	0&1	0	2	2	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	1	?	1	1	1
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	-	0	0	0	3	1&2	0	0&1	0&1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0&1	0&1	1	0	2	1	1&2
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	-	?	?	0	3	1	0	0	0&1	1	0&1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	?	?	1	1	1
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesotherium cristatum</i>	-	0	0	0	3	0	0	0&1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	0	0	3	1	3
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	-	?	?	0	?	2	0	0	1	1	1	?	1	1	1	1	1	?	0	-	?	?	?	1	2

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 4. Anexo V. Continuación (5).

TAXONES↓/CARACTERES→	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150
<i>Notostylops murinus</i>	0	?	1	1	0	-	-	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Thomasbuxleya externa</i>	0	?	1	1	0	-	-	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Homalodotherium segoviae</i>	1	?	1	0	0	-	-	0	?	0	?	0	1	0	1	0	1	0	-	-	-	-	1	-	-
<i>Scarritia conquelensis</i>	0	?	0	1	0	-	-	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	-	-	-	-	1	-	-
<i>Adinotherium ovinum</i>	2	?	0	1	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	-	-	-	-	1	-	-
<i>Colbertia magellanica</i>	0	?	?	1	0	-	-	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Federicoanaya sallensis</i>	0	1	0	1	0	-	-	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	-	-	-	-	1	-	-
<i>Eurygenium pacegnum</i>	0	0	1	1	0	-	-	0	0	0	0&1	0	0	0	0	0	1	0	-	-	-	-	1	-	-
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	0	0	1	1	0	-	-	1	1	0	2	0	1	1	1	0	0	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Archeohyrax sumiensis</i>	0	0	1	0	0	-	-	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	-	-	-	-	1	-	-
<i>Trachytberus alloxus</i>	0	0	1	1	0	-	-	1	0	1	0	0	0&1	0	1	2	1	0	-	-	-	-	1	0	0
<i>Trachytberus spegazzinianus</i>	0	0	1	1	0	-	-	1	0	1	0	0	1	0	1	?	1	0	-	-	-	-	1	0	0
<i>Trachytberus ramirezi</i>	0	0	1	1	0	-	-	1	0	1	0	0	1	0	1	2	1	0	-	-	-	-	1	0	0
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	0	0&1	1	1	0	-	?	1	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1	1	0&1	1	1	0&1	0
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	0	0	1	1	0	-	-	1	1	2	1	2	2	2	1	2	1	1	0&1	0&1	0&1	1	1	0&1	0
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	0	0	1	1	0	-	-	1	1	2	2	2	2	2	1	3	1	1	0&1	0&1	0	1	1	1	0
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>	0	?	?	1	0	-	-	1	0	2	2	2	2	2	1	?	1	1	0&1	0&1	0	1	1	0	0
MNHN Bol V 11753 (GB 100)	0	0	1	1	1	-	-	1	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Caraguatypotherium munozzi</i>	0	0	1	1	1	-	-	1	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1	1	0	0&1	1	0	0
<i>Eotypotherium chico</i>	0	0	1	1	0	-	-	1	0&1	2	1	2	2	2	1	2	1	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>Altitypotherium paucidens</i>	0	0	1	1	0	-	-	1	0	2	1	2	2	2	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Altitypotherium chucalense</i>	0	0	1	1	0	-	-	1	1	2	1	2	2	2	1	2	1	1	0	0	0	0&1	1	?	?
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	1	0	0&1	1	0	?	?	1	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	0	0	1	1	0	-	-	1	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1&2	1&2	0&1	1	1	0&1	0
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	0	0&1	1	1	1	0&1	0&1	1	2	2	3&4	2	2	2	1	2	1	1	1&2	1&2	0	1	1	0&1&2&3	0&1
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	0	0	1	1	1	1	0	1	2	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1&2	1&2	0	1	1	1&2	0
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesotherium cristatum</i>	0	1	1	1	1	1	2	1	3	2	4	2	2	2	1	2	1	1	1&2	1&2	0&1&2	1	1	1&2	1&2
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	1	1	1	1	0	-	-	1	?	2	?	2	2	2	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1&2	?

Tabla 4. Anexo V. Continuación (6).

TAXONES↓/CARACTERES→	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175
<i>Notostylops murinus</i>	0	0	-	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	?	0	-	-	-
<i>Thomasbuxleya externa</i>	0	0	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	?	0	-	-	-
<i>Homalodotherium segoviae</i>	?	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	?	0	-	-	-
<i>Scarritia conquelensis</i>	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	?	1	1	0	0	-	-	-
<i>Adinotherium ovinum</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	3	1	0	0	1	0	-	-	-
<i>Colbertia magellanica</i>	0&1	0	-	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	?	?	0	0	-	-	?
<i>Federicoanaya sallaei</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	3	3	1	1	0	0	-	-	-
<i>Eurygenium pacegnum</i>	1	0	-	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0&1	1	1	3	3	1	1	0	0	-	-	-
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	0	1	0	0	-	-	-
<i>Archeohyrax sumiensis</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	3	3	1	1	0	0	-	-	-
<i>Trachytberus alloxus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	-	-	-	0	-	-	-
<i>Trachytberus spegazziniani</i>	1	1	1	1	0	?	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	-	-	-	0	-	-	-
<i>Trachytberus ramirezi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	-	-	-	0	-	-	-
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	3	3	-	-	-	1	0	0	0&1
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	0&1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	-	-	-	1	0	?	?
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	?
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	-	-	-	1	0	0	0
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>	1	?	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	-	-	-	?	?	?	?
MNHN Bol V 11753 (GB 100)	1	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	-	-	-	1	?	?	?
<i>Caraguatypotherium munozi</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	-	-	-	1	0	0	1
<i>Eotypotherium chico</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	?	?	?	1	-	?	?
<i>Altitypotherium paucidens</i>	1	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	1	1	1	3	3	-	-	-	1	?	?	?
<i>Altitypotherium chucalense</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1&2	1	1	1	3	3	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	?	?	?	1	?	?	?
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	-	-	-	1	0	0	0
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	1	0	1&2	0	0	0	0	0	0	1	1&2	1&2&3	0	1	1	1	3	3	?	?	?	1	0	0	1
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	?	?	?	?
<i>Mesotherium cristatum</i>	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0	1	1	1	3	3	-	-	-	1	1	0&1	1
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	1	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	3	3	-	-	-	1	?	?	?

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 4. Anexo V. Continuación (7).

TAXONES↓/CARACTERES→	176	177	178	179	180	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192	193	194	195	196	197	198	199	200
<i>Notostylops murinus</i>	-	?	1	0	0	?	0	?	0	0	0	0	0	?	0	0	?	0	?	1	0	0	0	-	0
<i>Thomasbuxleya externa</i>	-	?	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	0	?	?	?	0	4	0	0	-	0
<i>Homalodotherium segoviae</i>	-	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	?	?	0	0	4	0	0	-	0
<i>Scarritia conquelensis</i>	-	?	1	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	?	0	0	?	0	?	0	?	0	0	-	0
<i>Adinotherium ovinum</i>	-	?	0	1	0	1	1	?	1	0	?	0	?	2	?	0	?	?	?	?	?	1	0	-	0
<i>Colbertia magellanica</i>	-	?	?	0	0	2	0	?	0	0	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	0	0	-	?
<i>Federicoanaya sallaei</i>	-	?	1	0	1	2	0	0	1	0	?	0	?	?	?	?	0	?	?	1	5	3	1	2	1
<i>Eurygenium pacegnum</i>	-	?	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	5	0	0	0	0	5	0	1	5	1	1	2	1
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	-	?	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	5	0	1	0	0	5	3	1	5	3	0	1	1
<i>Archeohyrax sumiensis</i>	-	?	1	0	1	0	0	0	1	0	?	0	3	0	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	1
<i>Trachytberus alloxus</i>	-	?	1	0	1	?	?	?	2	0	?	0	2&5	2	1	0	0	3	0	1	1	0	1	1	1
<i>Trachytberus spegazzinianus</i>	-	?	1	0	1	?	?	?	1	0	?	0	2	2	1	0	0	3&5	0	1	1	0	1	1	0
<i>Trachytberus ramirezi</i>	-	?	1	0	1	?	?	?	1	0	?	0	2	2	1	0	0	3	0	1	1	0	1	1	1
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1&3	1	0	0	1	5	3	1	-	1	1	1&2	1
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	0	?	1	?	0	0	?	?	?	?	?	0	3	0	0	0	?	?	?	1	-	3	1	0	1
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	3	1	1	0	1	4	3	1	-	0	1	1&2	1
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>	?	0	1	?	0	?	?	?	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?
MNHN Bol V 11753 (GB 100)	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	0	5	0	1	0	0	1	1	1	-	1	1	0	1
<i>Caraguatypotherium munozzi</i>	0	0	1	0	0	1	1	?	1	0	?	0	3	1	0	0	0	4	2	1	-	0	1	1	0
<i>Eotypotherium chico</i>	?	0	?	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	?	?	?	?
<i>Altitypotherium paucidens</i>	?	?	1	0	0	?	1	?	?	0	?	0	2	0	0	0	0	2	?	1	-	3	1	0	1
<i>Altitypotherium chucalense</i>	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	-	1	0&1	1	0
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	?	?	1	0	0	?	?	?	1	?	?	?	2	?	?	?	?	1	?	1	-	2	1	0&1	1
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	0	0	1	0	0	?	?	2	1	0	1	0	3	1	0	0	0	4	2	1	3	3	1	1&2	1
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	0	0	1	0	0	?	?	1&2	1	0	1	0	3	1	1	2	0	1	?	1	?	1&2	1	2	0&1
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	2	1	3	0	?	?	1	-	?	1	2	?
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	3	1	2	1
<i>Mesotherium cristatum</i>	0&1	0&1	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	5	0	1	0	1	0	?	?	-	3	1	3	1
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	?	0	1	0	0	1	0	?	1	0	0	?	3	1	1	3	0	1	2	1	-	?	1	1	1

Tabla 4. Anexo V. Continuación (8).

TAXONES↓/CARACTERES→	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	221	222	223	224	225
<i>Notostylops murinus</i>	-	0	0	-	-	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	1	1
<i>Thomasbuxleya externa</i>	-	0	0	-	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Homalodotherium segoviae</i>	-	0	0	-	-	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	-	0	0	0	0	0	?	0	?
<i>Scarritia conquelensis</i>	-	0	0	-	-	0	0	1	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	?	0	0
<i>Adinotherium ovinum</i>	-	?	1	?	?	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1
<i>Colbertia magellanica</i>	?	0	0	?	-	?	0	1	0	-	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Federicoanaya sallaensis</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Eurygenium pacegnum</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	0	0	1	1	2	0	0	0	0	-	1	1	1	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Archeohyrax sumiensis</i>	0	0	0	-	-	1	0	1	0	-	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Trachytberus allosus</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	?	3	-	0	1	2	1	0	1	0	1	0	1	1	1
<i>Trachytberus spegazzinianus</i>	?	1	1	1	1	0	0	0	1	0	?	3	-	0	1	3	-	0	1	0	1	0	1	1	1
<i>Trachytberus ramirezi</i>	?	1	1	0	1	0	0	0	1	0	?	3	-	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	0	1	1	1	2	0	0	0	1	0	?	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	1	3	-	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	1	1	1	0	2	0	0	0	1	1	0&1	2	1	0	1	1	1	0	0	0	?	0	1	1	1
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	2	2	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MNHN Bol V 11753 (GB 100)	2	1	1	1	2	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	1	1
<i>Caraguatypotherium munozzi</i>	2	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	-	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Eotypotherium chico</i>	?	?	?	?	?	1	0	0	1	0	?	0	1	0	1	0	1	0	0	0	?	0	1	1	1
<i>Altitypotherium paucidens</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	?	?	0	1	0	1	1	1
<i>Altitypotherium chucalense</i>	?	1	0	?	?	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	?	0	1	1	1
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	0&1&2	2	0	?	?	0	0	0	1	0	1	3	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	0&2	1	1	0	2	0	0	?	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	2	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0&1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Mesotherium cristatum</i>	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0&1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 4. Anexo V. Continuación (9).

TAXONES↓/CARACTERES→	226	227	228	229	230	231	232	233	234	235	236	237	238	239	240	241	242	243	244	245	246	247	248	249	250
<i>Notostylops murinus</i>	0	2	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Thomasbuxleya externa</i>	0	0	0	0	0	0	?	?	0	1	0	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?
<i>Homalodotherium segoviae</i>	?	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	1	-	0	1	?
<i>Scarritia conquelensis</i>	0	2	3	2	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	?	0	?	0	?	1	1	-	1	1	?
<i>Adinotherium ovinum</i>	0	3	?	3	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?	1	1	-	1	1	?
<i>Colbertia magellanica</i>	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?
<i>Federicoanaya sallaensis</i>	0	0	2	0	1	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>Eurygenium pacegnum</i>	0	0	3	3	0	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	0	3	3	0	1	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1
<i>Archeohyrax sumiensis</i>	0	0	3	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Trachytberus alloxus</i>	0	0	3	0	0	3	?	?	1	1	?	?	?	?	?	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Trachytberus spegazzinianus</i>	0	0	3	0	0	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Trachytberus ramirezi</i>	0	0	3	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	0	0	3	3	1	3	1	2	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	0	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	0	2	3	3	1	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	0	0	3	3	0	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	0	0	0	1	0	0	?
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>	0	0	2	2	0&1	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MNHN Bol V 11753 (GB 100)	0	3	3	3	1	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Caraguatypotherium munozzi</i>	0	3	3	3	1	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	1	0	?	?
<i>Eotypotherium chico</i>	0	?	3	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Altitypotherium paucidens</i>	0	3	3	3	0	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Altitypotherium chucalense</i>	0	2	3	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	0	2	3	3	0	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	0	3	3	3	0	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	0	3	3	3	1	2&3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1	?	?	1
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	1	3	3	3	1	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesotherium cristatum</i>	0	3	3	3	1	3	1	1	2	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tabla 4. Anexo V. Continuación (10).

TAXONES\CARACTERES→	251	252	253	254	255	256	257	258	259	260	261	262	263	264	265	266	267	268	269	270	271	272	273	274	275
<i>Notostylops murinus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Thomasbuxleya externa</i>	1	0	?	0	0	1	0	?	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Homalodotherium segoviae</i>	0	1	2	0	0	1	0	1	?	0	?	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Scarritia conquelensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?
<i>Adinotherium ovinum</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	?	1	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?
<i>Colbertia magellanica</i>	?	?	?	?	?	0	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Federicoanaya sallaensis</i>	0	1	0	2	2	1	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eurygenium pacegnum</i>	0	1	1	?	1	0	?	0	0	0	?	0	?	1	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	0	1	2	2	2	1	1	?	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Archeohyrax sumiensis</i>	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Trachytberus alloxus</i>	0	0	0	2	2	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	0	?
<i>Trachytberus spegazzinianus</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	0	?	?	?	?
<i>Trachytberus ramirezi</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	?	0	?	0	0	?	?	0	0	0	0	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>	1	1	0	1	2	1	1	0	1	0	?	0	?	0	0	1	1	1	0	1	?	0	0	0	0
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>	?	?	?	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MNHN Bol V 11753 (GB 100)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Caraguatypotherium munozi</i>	?	?	?	2	0	1	1	?	1	1	?	0	1	0	0	?	0	1	0	0	0	?	?	?	?
<i>Eotypotherium chico</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Altitypotherium paucidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Altitypotherium chucalense</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	?	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	1	1	0	?	?	?	?	?	1	1	1	0	?	0	0	?	0	0	0	1	?	?	?	?	?
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesotherium cristatum</i>	1	?	0	2	2	1	1	0	1	1	1	0	?	0	1	0	1	2	1	1	0	1	1	1	1
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 4. Anexo V. Continuación (11).

TAXONES↓/CARACTERES→	276	277	278	279	280	281	282	283	284	285	286	287	288	289	290	291	292	293	294	295
<i>Notostylops murinus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Thomasbuxleya externa</i>	?	?	?	?	1	0	?	?	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Homalodotherium segoviae</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	1	0	0	0	0
<i>Scarritia conquelensis</i>	0	0	1	1	1	?	?	?	?	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	1
<i>Adinotherium ovinum</i>	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	2	1	0	?	1	1	1	1	1
<i>Colbertia magellanica</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?
<i>Federicoanaya sallaensis</i>	1	?	?	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	?	1	1	1	1	1	0
<i>Eurygenium pacegnum</i>	?	0	1	1	1	1	1	?	?	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>	?	?	1	?	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Archeohyrax sumiensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Trachytberus alloxus</i>	1	0	1	1	1	1	1	?	?	0&1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Trachytberus spegazzinianus</i>	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	0	?	1	1	?	0	0	0	0	?
<i>Trachytberus ramirezi</i>	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium achireense</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Microtypotherium choquecotense</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium' minus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plesiotypotherium casireense</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MNHN Bol V 11753 (GB 100)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Caraguatypotherium munozzi</i>	1	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eotypotherium chico</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Altitypotherium paucidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Altitypotherium chucalense</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	?	?	0
<i>Typotheriopsis chasicoensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>	?	?	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudotypotherium insigne</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mesotherium cristatum</i>	?	0	1	1	1	1	1	0	0	?	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>'Typotheriopsis' internum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tabla 4. Anexo V. Matriz de datos empleados en la filogenia.

<i>Notostylops murinus</i>																			
Autapomorfias	21→0	761→0	1330→1	520→1	561→0	2211→2	271→2	501→0	191→0	281→0									
RI	1	0,857	0,857	0,6	0,5	0,4	0,33	0,2	0	0									
Nodo 3																			
Sinapomorfias	1673→0	740→1	2272→0																
RI	1	0,636	0,567																
<i>Colbertia magellanica</i>																			
Autapomorfias	1000→1	930→1	2911→0	2901→0	960→1	1160→1	1170→1	720→1	970→1	1810→2									
RI	1	0,909	0,75	0,667	0,5	0,5	0,5	0	0	0									
Nodo 4																			
Sinapomorfias	2560→1	1682→1	2081→0	2241→0	1540→1	2211→0	431→0												
RI	0,67	0,667	0,5	0,5	0,4	0,4	0,333												
<i>Homalodotherium segoviae</i>																			
Autapomorfias	1391→0	2161→0	890→1	61→0	170→1	2120→1	1150→1	650→1	2090→1	200→1	670→1	1420→1	2520→1	120→2	242→0	2110→1	680→1	880→1	900→4
RI	0,818	0,692	0,667	0,6	0,6	0,556	0,5	0,4	0,4	0,333	0,333	0,33	0,33	0,25	0,25	0,167	0	0	0
<i>Homalodotherium segoviae</i> CONT.																			
Autapomorfias	1070→2	1080→1	1180→1	1241→0	1260→1	1291→0	2070→1	2801→0											
RI	0	0	0	0	0	0	0	0											
<i>Thomasbuxleya externa</i>																			
Autapomorfias	1650→1	2451→0	2461→0	2510→1															
RI	0,667	0,667	0,5	0,33															
Nodo 5																			
Sinapomorfias	790→1	2280→3	1250→2	10→1	781→2	1420→1	242→1	200→1											
RI	0,667	0,643	0,556	0,5	0,467	0,33	0,25	0											
<i>Scarritia conquelensis</i>																			
Autapomorfias	2921→2	2170→1	220→1	2241→0	1060→2	271→0	120→2	680→1	900→4	1141→0	1180→1	2251→0	2351→2						
RI	0,667	0,6	0,5	0,5	0,4	0,33	0,25	0	0	0	0	0	0						
Nodo 6																			
Sinapomorfias	990→1	1130→1	1510→1	1660→1	2581→0	1391→0	730→1	1840→1	1170→1	1150→1	1160→1	1400→1	1590→1	2410→1	2930→1	1230→1	2211→0	2060→1	
RI	1	1	1	1	1	0,818	0,75	0,75	0,667	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,444	0,4	0,333	

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 5. Anexo V. Continuación (1).

<i>Adinotherium ovinum</i>																			
Autapomorfias	480 ^{→1}	1410 ^{→1}	1110 ^{→2}	160 ^{→1}	2590 ^{→1}	2292 ^{→3}	1682 ^{→1}	740 ^{→1}	1820 ^{→1}	340 ^{→1}	2272 ^{→3}	2081 ^{→0}	2600 ^{→1}	2871 ^{→2}	211 ^{→0}	440 ^{→1}	910 ^{→1}	530 ^{→3}	920 ^{→1}
RI	1	0,941	0,875	0,833	0,75	0,676	0,667	0,636	0,6	0,571	0,567	0,5	0,5	0,5	0,33	0,33	0,33	0	0
<i>Adinotherium ovinum</i> CONT.																			
Autapomorfias	1070 ^{→3}	1260 ^{→2}	1580 ^{→1}	1710 ^{→1}	1781 ^{→0}	1790 ^{→1}	2100 ^{→1}	2360 ^{→1}	2370 ^{→1}	2380 ^{→1}	2781 ^{→0}								
RI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0								
Nodo 7																			
Sinapomorfias	1360 ^{→1}	1800 ^{→1}	1980 ^{→1}	150 ^{→1}	890 ^{→1}	410 ^{→1}	2000 ^{→1}	2272 ^{→0}	1252 ^{→1}	2461 ^{→0}	1060 ^{→1}	650 ^{→1}	570 ^{→1}	2130 ^{→1}	2520 ^{→1}				
RI	0,833	0,833	0,833	0,8	0,667	0,6	0,571	0,567	0,556	0,5	0,44	0,4	0,33	0,33	0,33				
<i>Archaeohyrax sumiensis</i>																			
Autapomorfias	520 ^{→1}	11 ^{→0}	31 ^{→2}	782 ^{→0}	1231 ^{→2}	1942 ^{→3}	271 ^{→2}	120 ^{→1}	241 ^{→0}	751 ^{→2}	1291 ^{→0}	1560 ^{→1}	2180 ^{→1}	2220 ^{→1}					
RI	0,6	0,5	0,5	0,5	0,4	0,4	0,3	0,25	0,25	0	0	0	0	0					
Nodo 8																			
Sinapomorfias	1960 ^{→5}	960 ^{→1}	1930 ^{→5}	2170 ^{→1}	130 ^{→1}	2440 ^{→1}	90 ^{→2}	670 ^{→1}											
RI	1	0,667	0,667	0,6	0,5	0,5	0,455	0,33											
<i>Eurygenium pacegnum</i>																			
Autapomorfias	2290 ^{→3}	791 ^{→2}	2190 ^{→1}	1053 ^{→0}	952 ^{→1}	1401 ^{→0}	2210 ^{→1}	191 ^{→0}	903 ^{→4}	980 ^{→1}	1010 ^{→1}	1120 ^{→1}	1870 ^{→1}						
RI	0,676	0,67	0,667	0,538	0,5	0,5	0,4	0	0	0	0	0	0						
Nodo 9																			
Sinapomorfias	2310 ^{→3}	2430 ^{→1}	2560 ^{→1}	740 ^{→2}	2551 ^{→2}	1591 ^{→0}	2081 ^{→0}	2861 ^{→0}	2871 ^{→0}	2951 ^{→0}	2061 ^{→0}								
RI	0,8	0,75	0,667	0,636	0,625	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,33								
<i>Federicoanaya sallaensis</i>																			
Autapomorfias	2881 ^{→0}	2283 ^{→2}	11 ^{→0}	31 ^{→0}	220 ^{→1}	782 ^{→0}	271 ^{→2}	910 ^{→1}	241 ^{→0}	2010 ^{→1}	641 ^{→0}	903 ^{→1}	1270 ^{→1}	1281 ^{→0}	1620 ^{→1}	1811 ^{→2}	2100 ^{→1}	2791 ^{→0}	
RI	0,667	0,643	0,5	0,5	0,5	0,467	0,333	0,33	0,25	0,125	0	0	0	0	0	0	0	0	
Nodo 10																			
Sinapomorfias	1640 ^{→1}	1330 ^{→1}	2590 ^{→1}	2911 ^{→0}	2161 ^{→0}	1551 ^{→0}	2901 ^{→0}	2921 ^{→0}	2941 ^{→0}	2050 ^{→1}	520 ^{→1}	2120 ^{→1}	2931 ^{→0}						
RI	1	0,857	0,75	0,75	0,692	0,667	0,667	0,667	0,667	0,625	0,6	0,556	0,5						
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>																			
Autapomorfias	1361 ^{→2}	1981 ^{→0}	1390 ^{→1}	151 ^{→0}	1841 ^{→0}	791 ^{→0}	2051 ^{→2}	61 ^{→2}	2530 ^{→2}	2272 ^{→3}	211 ^{→0}	1340 ^{→1}	1231 ^{→2}	1942 ^{→3}	2091 ^{→0}	1421 ^{→0}	140 ^{→1}	281 ^{→2}	440 ^{→1}
RI	0,833	0,833	0,818	0,8	0,75	0,667	0,625	0,6	0,6	0,567	0,551	0,545	0,44	0,417	0,4	0,33	0	0	0
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>																			
Autapomorfias	750 ^{→2}	1781 ^{→0}	1850 ^{→1}	2040 ^{→1}	2830 ^{→1}	2840 ^{→1}													
RI	0	0	0	0	0	0													
Nodo 11																			
Sinapomorfias	180 ^{→1}	611 ^{→0}	620 ^{→1}	1350 ^{→1}	1410 ^{→2}	830 ^{→1}	1110 ^{→1}	760 ^{→1}	774 ^{→1}	2020 ^{→1}	2441 ^{→0}	1885 ^{→2}	2470 ^{→1}	651 ^{→0}	2210 ^{→1}	572 ^{→0}	120 ^{→1}	582 ^{→0}	
RI	1	1	1	1	0,941	0,895	0,875	0,857	0,833	0,692	0,667	0,545	0,5	0,4	0,4	0,33	0,25	0,25	

Tabla 5. Anexo V. Continuación (2).

Nodo 12 (Subfamilia Trachytheriinae)																
Sinapomorfias	136 ^{1→0}	219 ^{0→1}	212 ^{1→3}	105 ^{3→0}	51 ^{0→1}	56 ^{1→0}	78 ^{2→0}	189 ^{0→2}	197 ^{1→0}	5 ^{2→1}						
RI	0,833	0,667	0,556	0,538	0,5	0,5	0,467	0,4	0,348	0,33						
<i>Trachytherus ramirezzi</i>																
Autapomorfias	231 ^{3→1}	131 ^{1→0}	106 ^{1→2}	51 ^{1→0}	201 ^{1→0}	153 ^{1→0}	270 ^{1→0}									
RI	0,8	0,5	0,44	0,33	0,33	0,2	0									
Nodo 13																
Sinapomorfias	216 ^{0→2}	154 ^{0→1}														
RI	0,692	0,4														
<i>Trachytherus spegazzinianus</i>																
Autapomorfias	216 ^{2→3}	200 ^{1→0}	11 ^{0→1}	152 ^{0→1}	204 ^{0→1}											
RI	0,692	0,571	0,4	0	0											
<i>Trachytherus alloscus</i>																
Autapomorfias	73 ^{1→0}	184 ^{1→2}	157 ^{0→1}													
RI	0,75	0,75	0													
Nodo 14 (Subfamilia Mesotheriidae)																
Sinapomorfias	46 ^{0→1}	59 ^{0→1}	60 ^{0→1}	69 ^{0→1}	87 ^{0→1}	94 ^{0→1}	135 ^{1→2}	172 ^{0→1}	93 ^{0→1}	16 ^{0→1}	180 ^{1→0}	137 ^{0→2}	138 ^{1→2}	139 ^{0→2}	22 ^{0→1}	143 ^{0→1}
RI	1	1	1	1	1	1	1	1	0,909	0,833	0,833	0,818	0,818	0,818	0,5	0,33
Nodo 15																
Sinapomorfias	231 ^{3→0}	134 ^{0→1}														
RI	0,8	0,545														
<i>Microtypotherium choquecotense</i>																
Autapomorfias	228 ^{3→0}	37 ^{1→0}	212 ^{1→3}	63 ^{0→1}	52 ^{→1}	109 ^{0→3}										
RI	0,643	0,571	0,556	0,4	0,33	0,286										
Nodo 16																
Sinapomorfias	212 ^{1→0}	11 ^{0→1}	105 ^{3→1}													
RI	0,556	0,4	0,25													
<i>Eotypotherium chico</i>																
Autapomorfias	229 ^{0→2}	206 ^{0→1}	230 ^{0→1}	153 ^{1→1}	146 ^{0→1}											
RI	0,676	0,333	0,33	0,2	0											
<i>Altitypotherium chucalense</i>																
Autapomorfias	106 ^{1→0}	163 ^{0→12}														
RI	0,44	0														
Nodo 17																
Sinapomorfias	45 ^{0→1}	229 ^{0→3}	79 ^{1→0}	153 ^{1→0}												
RI	0,833	0,676	0,667	0,2												

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 5. Anexo V. Continuación (3).

<i>Alitypotherium paucidens</i>										
Autapomorfias	832 ^{→0}	2272 ^{→3}	2121 ^{→0}	650 ^{→1}	1971 ^{→3}	480 ^{→1}	1040 ^{→1}	1520 ^{→3}	1630 ^{→3}	
RI	0,895	0,567	0,556	0,4	0,348	0	0	0	0	
Nodo 18										
Sinapomorfias	1361 ^{→2}	540 ^{→1}								
RI	0,833	0,75								
<i>'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)</i>										
Autapomorfias	2283 ^{→2}	2552 ^{→1}	2272 ^{→3}							
RI	0,676	0,625	0,567							
Nodo 19										
Sinapomorfias	800 ^{→1}	771 ^{→2}	1340 ^{→1}	52 ^{→1}						
RI	1	0,833	0,545	0,33						
Nodo 20										
Sinapomorfias	2121 ^{→2}	1971 ^{→2}								
RI	0,556	0,348								
<i>Eutyptotherium lehmannitschei</i>										
Autapomorfias	2021 ^{→2}	2031 ^{→0}	2122 ^{→3}							
RI	0,692	0,571	0,556							
<i>'Plesiotypotherium' minus</i>										
Autapomorfias	2160 ^{→1}	1972 ^{→3}	2300 ^{→1}	2100 ^{→1}						
RI	0,692	0,348	0,33	0						
Nodo 21										
Sinapomorfias	510 ^{→1}	1890 ^{→1}	500 ^{→1}	1530 ^{→1}						
RI	0,5	0,4	0,2	0,2						
Nodo 22										
Sinapomorfias	2660 ^{→1}	2160 ^{→1}	2272 ^{→1}	1920 ^{→1}	1942 ^{→3}					
RI	1	0,692	0,567	0,5	0,417					
<i>Plesiotypotherium achirensense</i>										
Autapomorfias	451 ^{→0}	1630 ^{→1}	2471 ^{→0}	2300 ^{→1}	1090 ^{→2}	2012 ^{→1}	1811 ^{→0}	2040 ^{→1}	2670 ^{→1}	2731 ^{→0}
RI	0,833	0,5	0,5	0,333	0,286	0,125	0	0	0	0
<i>Plesiotypotherium casirensense</i>										
Autapomorfias	1412 ^{→3}	2021 ^{→2}	1900 ^{→1}	61 ^{→2}	1971 ^{→0}	580 ^{→1}	1770 ^{→1}			
RI	0,941	0,692	0,667	0,6	0,348	0,25	0			

Tabla 5. Anexo V. Continuación (4).

Nodo 23																	
Sinapomorfias	183 ^{1→2}	227 ^{0→1}	212 ^{1→0}														
RI	1	0,567	0,556														
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>																	
Autapomorfias	105 ^{3→2}	78 ^{2→0}	106 ^{1→2}	197 ^{1→3}	25 ^{0→1}	121 ^{0→1}											
RI	0,538	0,467	0,44	0,348	0	0											
<i>Caraguatypotherium munozji</i>																	
Autapomorfias	79 ^{0→1}	255 ^{2→1}	41 ^{1→0}	200 ^{1→0}	241 ^{1→0}	91 ^{→0}	197 ^{1→0}	119 ^{0→1}	270 ^{1→0}								
RI	0,667	0,625	0,6	0,571	0,5	0,455	0,348	0	0								
Nodo 24																	
Sinapomorfias	175 ^{0→1}	54 ^{1→0}	130 ^{0→1}	125 ^{1→2}	230 ^{0→1}												
RI	1	0,75	0,75	0,556	0,33												
MNHN Bol V 11753 (GB 100)																	
Autapomorfias	217 ^{1→0}	188 ^{3→5}	194 ^{2→1}	189 ^{1→0}	199 ^{1→0}	109 ^{1→3}	211 ^{0→1}	204 ^{0→1}									
RI	0,6	0,545	0,417	0,4	0,286	0,286	0,167	0									
Nodo 26 (55)																	
Sinapomorfias 'TNT'	191 ^{1→23}																
RI	0,4																
Sinapomorfias PAUP	202 ^{1→0}	134 ^{1→2}	191 ^{0→2}	197 ^{1→3}	199 ^{1→2}	201 ^{2→0}											
RI	0,692	0,545	0,4	0,348	0,286	0,125											
<i>Typotheriopsis internum</i>																	
Autapomorfias 'TNT'	202 ^{0→2}	186 ^{1→0}	182 ^{1→0}	205 ^{2→0}	126 ^{0→1}	25 ^{0→1}											
RI	0,692	0,667	0,667	0,6	0	0											
Autapomorfias PAUP	130 ^{1→0}	202 ^{0→2}	186 ^{1→0}	205 ^{2→0}	182 ^{1→0}	371 ^{→0}	106 ^{1→2}	191 ^{2→3}	63 ^{1→0}	27 ^{2→1}	51 ^{→2}	199 ^{2→1}	126 ^{0→1}	25 ^{0→1}			
RI	0,75	0,692	0,667	0,625	0,6	0,571	0,44	0,4	0,4	0,33	0,33	0,28	0	0			
<i>Mesotherium cristatum</i>																	
Autapomorfias 'TNT'	199 ^{2→3}																
RI	0,29																
<i>Mesotherium cristatum</i>																	
Autapomorfias PAUP	77 ^{2→4}	136 ^{3→4}	41 ^{→0}	193 ^{1→0}	6 ^{2→3}	125 ^{2→3}	188 ^{3→5}	13 ^{0→2}	192 ^{0→1}	91 ^{→2}	106 ^{1→0}	123 ^{2→3}	189 ^{1→0}	191 ^{2→0}	23 ^{0→1}	86 ^{1→0}	199 ^{2→3}
RI	0,833	0,833	0,667	0,667	0,6	0,556	0,545	0,545	0,545	0,455	0,44	0,44	0,4	0,4	0,33	0,33	0,286
<i>Mesotherium cristatum</i> CONT.																	
Autapomorfias PAUP	121 ^{→0}	153 ^{1→2}	291 ^{→2}	35 ^{0→1}	55 ^{2→3}	75 ^{0→1}	82 ^{0→1}	82 ^{0→1}	84 ^{0→1}	132 ^{0→2}	150 ^{0→12}	161 ^{0→2}	162 ^{0→3}	173 ^{0→1}	268 ^{1→2}	269 ^{0→1}	
RI	0,25	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 5. Anexo V. Continuación (5).

<i>Pseudotypotherium insigne</i>					
Autapomorfias	226 ^{0→1}				
RI	0				
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>					
Autapomorfias TNT	188 ^{3→2}	189 ^{1→2}			
RI	0,545	0,4			
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>					
Autapomorfias TNT	125 ^{2→1}	188 ^{3→2}	191 ^{2→3}	189 ^{1→2}	40 ^{0→1}
RI	0.5	0.554	0.4	0.4	0
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>					
Autapomorfias TNT	121 ^{1→1}				
RI	0				
Autapomorfias PAUP	161 ^{0→12}	162 ^{0→123}	201 ^{0→2}	121 ^{0→1}	40 ^{0→1}
RI	1	0,5	0,13	0	0

Tabla 5. Anexo V. Lista de sinapomorfias resultantes del análisis A (craneal, mandibular, dentario y poscraneal) del orden Notoungulata. Las sinapomorfias de las que se informa son las resultantes del árbol de consenso tanto del análisis de TNT (3 árboles) como de PAUP (ACCTRAN, 5 árboles). El orden de las sinapomorfias encontradas para cada nodo o taxón están ordenadas decrecientemente según el índice de retención (IR) de las mismas. Abreviaturas.: CONT, continuación.

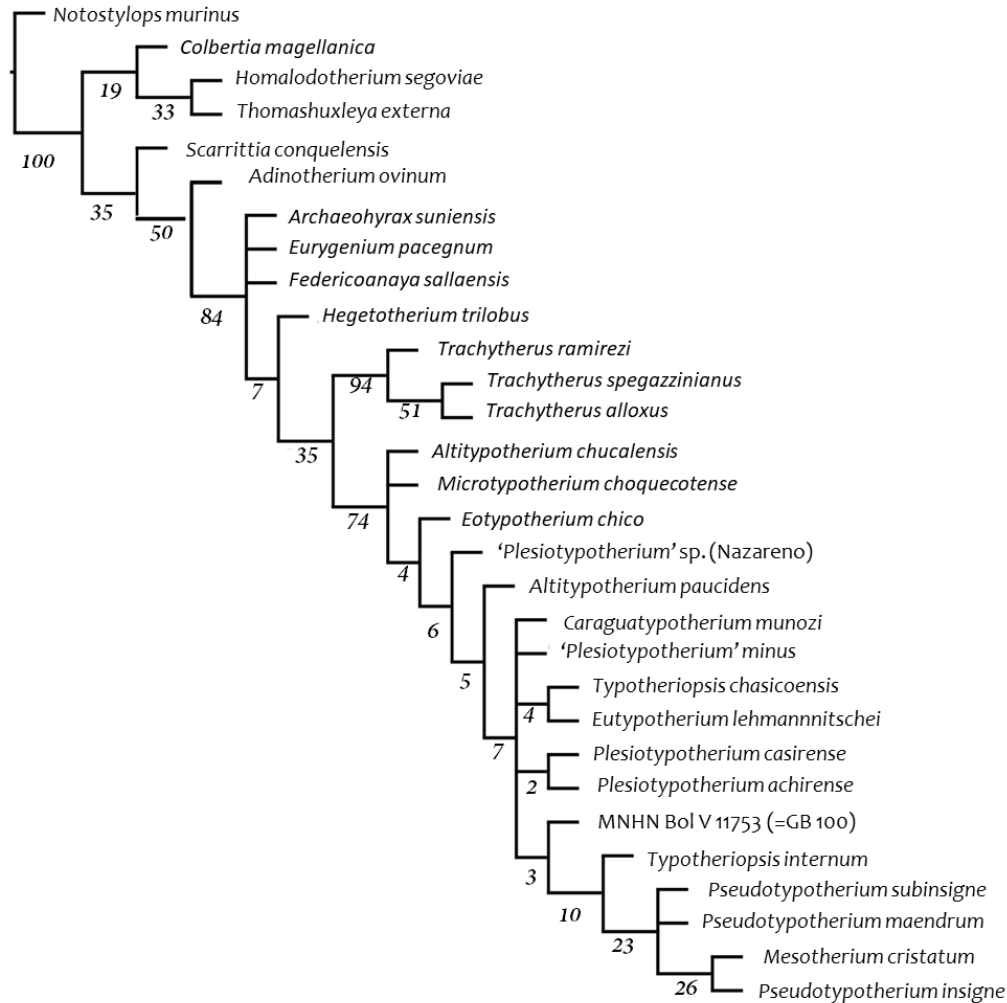


Figura 1. Anexo V. Se muestra los soportes de Bootstrap, del análisis A, efectuados sobre los tres árboles más parsimoniosos obtenidos con TNT.

ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE

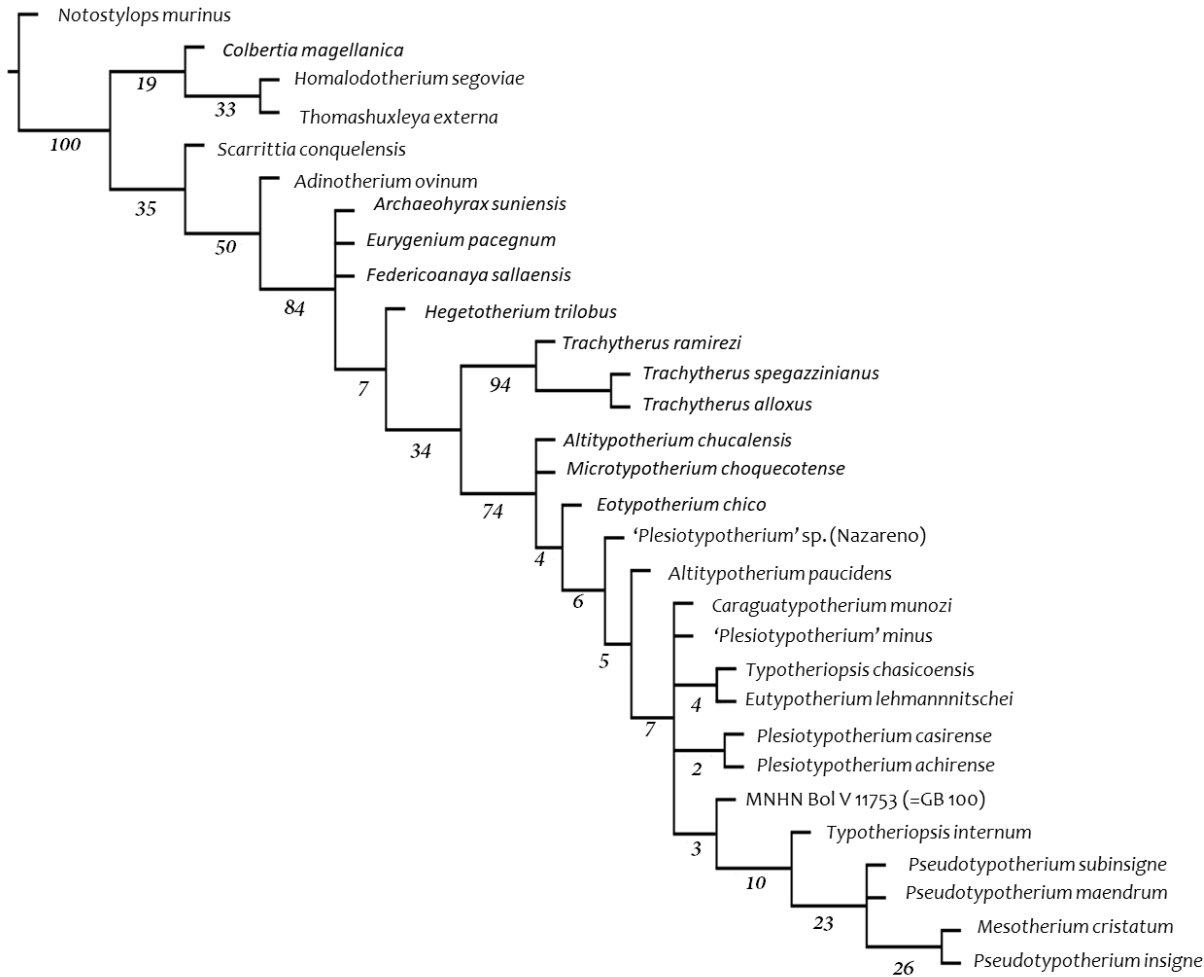


Figura 2. Anexo V. Se muestran los soportes de Jackknife, del análisis A, efectuados sobre los tres árboles más parsimoniosos obtenidos con TNT.

TAXONES↓/CARACTERES→	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Terminal 1	?	?	?	1	2	1	0	0	1	?	1	?	?	0	?	1	1	1	?	1	?	?	?	1	0
TAXONES↓/CARACTERES→	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
Terminal 1	1	1	1	?	?	?	0	1	0	0	1	1	?	0	0	0	?	0	?	1	?	0	1	0	0
TAXONES↓/CARACTERES→	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
Terminal 1	0	?	0	0	0	1	?	0	?	?	?	?	0	?	1	?	?	?	1	?	?	?	2	2	0
TAXONES↓/CARACTERES→	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
Terminal 1	1	1	2	0	0	?	?	0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?
TAXONES↓/CARACTERES→	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125
Terminal 1	?	?	?	0&1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	?	?	?	1	1	1
TAXONES↓/CARACTERES→	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150
Terminal 1	0	0	1	1	0	?	?	1	0&1	2	1	2	2	2	1	2	1	1	0&1	0&1	0&1	0&1	1	0	0
TAXONES↓/CARACTERES→	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175
Terminal 1	1	0&3	0&1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0&1&2&3	1	1	1	3	3	?	?	?	?	?	?	?
TAXONES↓/CARACTERES→	176	177	178	179	180	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192	193	194	195	196	197	198	199	200
Terminal 1	?	0	1	0	0	?	1	?	?	0	?	0	2	0	0	0	0	2	?	1	-	1&3	0&1	0&1	0&1
TAXONES↓/CARACTERES→	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	221	222	223	224	225
Terminal 1	0	1	0&1	0	1	0&1	0	0	1	0	0&1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
TAXONES↓/CARÁCTERES→	226	227	228	229	230	231	232	233	234	235	236	237	238	239	240	241	242	243	244	245	246	247	248	249	250
Terminal 1	0	2&3	3	0&2&3	0	0&3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
TAXONES↓/CARACTERES→	251	252	253	254	255	256	257	258	259	260	261	262	263	264	265	266	267	268	269	270	271	272	273	274	275
Terminal 1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
TAXONES↓/CARACTERES→	276	277	278	279	280	281	282	283	284	285	286	287	288	289	290	291	292	293	294	295					
Terminal 1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?					

Tabla 6. Anexo V. Matriz de datos empleados en el análisis B, Terminal 1 indica la sinonimia propuesta para los taxones *Altipotherium paucidens*, *Altipotherium chucalense* y *Eotipotherium chico*.

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

<i>Notostylops murinus</i>																			
Autapomorfías	21 ^{1→0}	76 ^{1→0}	133 ^{0→1}	52 ^{0→1}	56 ^{1→0}	221 ^{1→2}	27 ^{1→2}	50 ^{1→0}	19 ^{1→0}	28 ^{1→0}	36 ^{1→0}	215 ^{1→0}							
RI	1	0,857	0,857	0,6	0,5	0,4	0,33	0,2	0	0	0	0							
Nodo 3																			
Sinapomorfías	74 ^{0→1}	227 ^{2→0}	167 ^{3→0}																
RI	0,636	0,577	0,5																
<i>Colbertia magellanica</i>																			
Autapomorfías	93 ^{0→1}	291 ^{1→0}	96 ^{0→1}	117 ^{0→1}	290 ^{1→0}	116 ^{0→1}	72 ^{0→1}	97 ^{0→1}	100 ^{0→1}	181 ^{0→2}									
RI	0,909	0,75	0,667	0,667	0,667	0,5	0	0	0	0									
Nodo 4																			
Sinapomorfías	168 ^{2→1}	256 ^{0→1}	208 ^{1→0}	224 ^{1→0}	154 ^{0→1}	221 ^{1→0}	43 ^{1→0}												
RI	0,667	0,667	0,5	0,5	0,4	0,4	0,33												
<i>Homalodotherium segoviae</i>																			
Autapomorfías	139 ^{1→0}	216 ^{1→0}	89 ^{0→1}	6 ^{1→0}	17 ^{0→1}	212 ^{0→1}	115 ^{0→1}	65 ^{0→1}	209 ^{0→1}	20 ^{0→1}	67 ^{0→1}	142 ^{0→1}	252 ^{0→1}	12 ^{0→2}	24 ^{2→0}	211 ^{0→1}	68 ^{0→1}	88 ^{0→1}	
RI	0,818	0,75	0,667	0,6	0,6	0,5	0,5	0,4	0,4	0,33	0,33	0,33	0,33	0,25	0,25	0,133	0	0	
<i>Homalodotherium segoviae</i> CONT.																			
Autapomorfías	90 ^{0→4}	107 ^{0→2}	108 ^{0→1}	118 ^{0→1}	124 ^{1→0}	126 ^{0→1}	129 ^{1→0}	207 ^{0→1}	280 ^{1→0}										
RI	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Thomashuxleya externa</i>																			
Autapomorfías	245 ^{1→0}	246 ^{1→0}	165 ^{0→1}	251 ^{0→1}															
RI	0,667	0,5	0,3667	0,33															
Nodo 5																			
Sinapomorfías	79 ^{0→1}	228 ^{0→3}	125 ^{0→2}	1 ^{0→1}	78 ^{1→2}	20 ^{0→1}	142 ^{0→1}	24 ^{2→1}											
RI	0,667	0,643	0,556	0,5	0,467	0,33	0,33	0,25											
<i>Scarritia conquelensis</i>																			
Autapomorfías	292 ^{1→2}	217 ^{0→1}	22 ^{0→1}	106 ^{0→2}	224 ^{1→0}	27 ^{1→0}	12 ^{0→2}	90 ^{0→4}	68 ^{0→1}	114 ^{1→0}	118 ^{0→1}	225 ^{1→0}	235 ^{1→2}						
RI	0,667	0,6	0,5	0,5	0,5	0,417	0,25	0,133	0	0	0	0	0						
Nodo 6																			
Sinapomorfías	99 ^{0→1}	113 ^{0→1}	151 ^{0→1}	166 ^{0→1}	258 ^{1→0}	139 ^{1→0}	73 ^{0→1}	184 ^{0→1}	117 ^{0→1}	123 ^{0→1}	115 ^{0→1}	116 ^{0→1}	140 ^{0→1}	159 ^{0→1}	206 ^{0→1}	241 ^{0→1}	293 ^{0→1}	221 ^{1→0}	
RI	1	1	1	1	1	0,818	0,75	0,75	0,667	0,556	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,4	
<i>Adinotherium ovinum</i>																			
Autapomorfías	141 ^{0→1}	111 ^{0→2}	16 ^{0→1}	259 ^{0→1}	260 ^{0→1}	229 ^{2→3}	74 ^{0→1}	53 ^{0→3}	182 ^{0→1}	227 ^{2→3}	34 ^{0→1}	21 ^{1→0}	168 ^{2→1}	208 ^{1→0}	287 ^{1→2}	91 ^{0→1}	44 ^{0→1}	48 ^{0→1}	92 ^{0→1}
RI	0,941	0,875	0,833	0,75	0,75	0,724	0,636	0,6	0,6	0,577	0,571	0,556	0,5	0,5	0,5	0,33	0	0	0
<i>Adinotherium ovinum</i> CONT.																			
Autapomorfías	107 ^{0→3}	126 ^{0→2}	158 ^{0→1}	171 ^{0→1}	178 ^{1→0}	179 ^{0→1}	210 ^{0→1}	236 ^{0→1}	237 ^{0→1}	238 ^{0→1}	278 ^{1→0}								
RI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0								
Nodo 7																			
Sinapomorfías	136 ^{0→1}	180 ^{0→1}	198 ^{0→1}	15 ^{0→1}	89 ^{0→1}	200 ^{0→1}	41 ^{0→1}	227 ^{2→0}	125 ^{2→1}	106 ^{0→1}	246 ^{1→0}	65 ^{0→1}	57 ^{0→1}	213 ^{0→1}	252 ^{0→1}				
RI	0,889	0,833	0,833	0,8	0,667	0,667	0,6	0,577	0,556	0,5	0,5	0,4	0,33	0,33	0,33				
<i>Archaeohyrax sumiensis</i>																			
Autapomorfías	3 ^{1→2}	75 ^{1→2}	52 ^{0→1}	123 ^{1→2}	1 ^{1→0}	78 ^{2→0}	27 ^{1→2}	194 ^{2→3}	12 ^{0→1}	24 ^{1→0}	129 ^{1→0}	156 ^{0→1}	218 ^{0→1}	222 ^{0→1}					
RI	1	0,636	0,6	0,556	0,5	0,467	0,417	0,417	0,25	0,25	0	0	0	0					

Tabla 7. Anexo V. Continuación (1)

Nodo 8																			
Sinapomorfias	196 ^{0→5}	193 ^{0→5}	244 ^{0→1}	217 ^{0→1}	13 ^{0→1}	9 ^{0→2}	67 ^{0→1}	96 ^{0→1}											
RI	1	0,667	0,667	0,6	0,5	0,455	0,33	0,33											
<i>Eurygenium pacegnum</i>																			
Autapomorfias	229 ^{0→3}	791 ^{→2}	219 ^{0→1}	95 ^{2→1}	105 ^{3→0}	140 ^{1→0}	221 ^{0→1}	90 ^{3→4}	191 ^{→0}	98 ^{0→1}	101 ^{0→1}	112 ^{0→1}	187 ^{0→1}						
RI	0,724	0,667	0,667	0,5	0,5	0,5	0,4	0,133	0	0	0	0	0						
Nodo 9																			
Sinapomorfias	231 ^{0→3}	243 ^{0→1}	256 ^{0→1}	74 ^{0→2}	255 ^{1→2}	159 ^{1→0}	208 ^{1→0}	286 ^{1→0}	287 ^{1→0}	295 ^{1→0}	24 ^{1→0}	206 ^{1→0}							
RI	0,778	0,75	0,667	0,636	0,625	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,3	0							
<i>Federicoanaya sallaensis</i>																			
Autapomorfias	288 ^{1→0}	228 ^{3→2}	1 ^{1→0}	31 ^{→0}	22 ^{0→1}	162 ^{0→1}	78 ^{2→0}	271 ^{→2}	91 ^{0→1}	90 ^{3→1}	64 ^{1→0}	127 ^{0→1}	128 ^{1→0}	181 ^{1→2}	201 ^{0→1}	210 ^{0→1}	279 ^{1→0}		
RI	0,667	0,643	0,5	0,5	0,5	0,5	0,467	0,417	0,417	0,333	0,133	0	0	0	0	0	0		
Nodo 10																			
Sinapomorfias	164 ^{0→1}	133 ^{0→1}	216 ^{1→0}	259 ^{0→1}	291 ^{1→0}	155 ^{1→0}	290 ^{1→0}	292 ^{1→0}	294 ^{1→0}	205 ^{0→1}	52 ^{0→1}	212 ^{0→1}	293 ^{1→0}						
RI	1	0,857	0,75	0,75	0,75	0,667	0,667	0,667	0,667	0,625	0,6	0,5	0,5						
<i>Hemibegetotherium trilobus</i>																			
Autapomorfias	136 ^{1→2}	198 ^{1→0}	139 ^{0→1}	151 ^{→0}	184 ^{1→0}	791 ^{→0}	205 ^{1→2}	61 ^{→2}	253 ^{0→2}	227 ^{2→3}	211 ^{→0}	123 ^{1→2}	194 ^{2→3}	2091 ^{→0}	142 ^{1→0}	14 ^{0→1}	281 ^{→2}	44 ^{0→1}	75 ^{0→2}
RI	0,889	0,833	0,818	0,8	0,75	0,667	0,625	0,6	0,6	0,577	0,556	0,556	0,417	0,4	0,33	0	0	0	0
<i>Hemibegetotherium trilobus</i> CONT.																			
Sinapomorfias	178 ^{1→0}	185 ^{0→1}	204 ^{0→1}	283 ^{0→1}	284 ^{0→1}														
RI	0	0	0	0	0														
Nodo 11																			
Sinapomorfias	18 ^{0→1}	61 ^{1→0}	62 ^{0→1}	135 ^{0→1}	141 ^{0→2}	83 ^{0→1}	111 ^{0→1}	76 ^{0→1}	774 ^{→1}	202 ^{0→1}	244 ^{1→0}	188 ^{5→2}	247 ^{0→1}	65 ^{1→0}	221 ^{0→1}	57 ^{2→0}	12 ^{0→1}	58 ^{2→0}	
RI	1	1	1	1	0,941	0,895	0,875	0,857	0,833	0,75	0,545	0,5	0,5	0,4	0,4	0,33	0,25	0,25	
Nodo 12 (Subfamilia Trachytheriinae)																			
Sinapomorfias	136 ^{1→0}	219 ^{0→1}	56 ^{1→0}	105 ^{3→0}	78 ^{2→0}	197 ^{1→0}	189 ^{0→2}	51 ^{0→1}											
RI	0,889	0,667	0,5	0,5	0,467	0,412	0,333	0,25											
<i>Trachytherus ramirezi</i>																			
Autapomorfias	231 ^{3→1}	131 ^{→0}	106 ^{1→2}	201 ^{→0}	51 ^{→0}	153 ^{1→0}	270 ^{1→0}												
RI	0,778	0,5	0,5	0,33	0	0	0												
Nodo 13																			
Sinapomorfias	154 ^{0→1}	216 ^{0→2}																	
RI	0,75	0,4																	
<i>Trachytherus spegazzinianus</i>																			
Autapomorfias	216 ^{2→3}	200 ^{1→0}	11 ^{0→1}	152 ^{0→1}	204 ^{0→1}														
RI	0,75	0,667	0,5	0	0														
<i>Trachytherus alloxus</i>																			
Sinapomorfias	73 ^{1→0}	184 ^{1→2}	157 ^{0→1}																
RI	0,75	0,75	0																

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

Tabla 7. Anexo V. Continuación (2).

Nodo 14 (Subfamilia Mesotheriidae)														
Sinapomorfias	46 ^{0→1}	59 ^{0→1}	60 ^{0→1}	69 ^{0→1}	87 ^{0→1}	94 ^{0→1}	135 ^{1→2}	143 ^{0→1}	172 ^{0→1}	93 ^{0→1}	137 ^{0→2}	138 ^{1→2}	139 ^{0→2}	22 ^{0→1}
RI	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,909	0,818	0,818	0,818	0,5
Nodo 15														
Sinapomorfias	45 ^{0→1}	79 ^{1→0}	11 ^{0→1}	8 ^{1→0}										
RI	0,833	0,667	0,5	0,4										
<i>Microtypotherium choquecotense</i>														
Autapomorfias	231 ^{3→0}	49 ^{0→1}	228 ^{3→0}	63 ^{0→1}	13 ^{1→0}	109 ^{0→3}	12 ^{1→2}	44 ^{0→1}						
RI	0,778	0,667	0,643	0,6	0,5	0,286	0,25	0						
Nodo 16														
Sinapomorfias	136 ^{1→2}	54 ^{0→1}												
RI	0,889	0,75												
Terminal 1														
Autapomorfias	83 ^{2→0}	41 ^{1→0}	227 ^{0→23}	105 ^{3→1}	65 ^{0→1}	48 ^{0→1}								
RI	0,895	0,6	0,577	0,5	0,4	0								
Nodo 17														
Sinapomorfias	80 ^{0→1}	77 ^{1→2}	229 ^{0→3}											
RI	1	0,833	0,724											
Nodo 18														
Sinapomorfias	266 ^{0→1}	216 ^{0→1}	63 ^{0→1}	192 ^{0→1}	194 ^{2→3}									
RI	1	0,75	0,6	0,5	0,417									
'Plesiotypotherium' sp. (Nazareno)														
Autapomorfias	228 ^{3→2}	255 ^{2→1}	153 ^{1→0}											
RI	0,643	0,625	0											
Nodo 19														
Sinapomorfias	183 ^{0→2}	260 ^{0→1}	227 ^{0→3}											
RI	1	0,75	0,577											
Nodo 20														
Sinapomorfias	197 ^{1→2}	40 ^{0→1}	42 ^{1→0}	39 ^{0→1}										
RI	0,412	0,33	0,33	0,25										
<i>Eutypotherium lehmannitschei</i>														
Autapomorfias	202 ^{1→2}	203 ^{1→0}	188 ^{3→2}	212 ^{2→3}	8 ^{0→1}	51 ^{1→0}	50 ^{1→0}	107 ^{0→2}	126 ^{0→1}	153 ^{1→0}	211 ^{0→1}			
RI	0,75	0,667	0,545	0,5	0,4	0,25	0	0	0	0	0			
Nodo 21														
Sinapomorfias	175 ^{0→1}	54 ^{1→0}	130 ^{0→1}	125 ^{1→2}	230 ^{0→1}									
RI	1	0,75	0,75	0,556	0,33									
Nodo 22														
Sinapomorfias	190 ^{0→1}	109 ^{0→1}	149 ^{0→1}											
RI	0,4	0	0											

Tabla 7. Anexo V. Continuación (3).

<i>Plesiotypotherium achirens</i>														
Autapomorfías	451 ^{→0}	2471 ^{→0}	421 ^{→0}	2300 ^{→1}	1090 ^{→2}	1630 ^{→1}	1811 ^{→0}	2040 ^{→1}	2670 ^{→1}	2731 ^{→0}				
RI	0,833	0,5	0,33	0,33	0,286	0	0	0	0	0				
<i>Plesiotypotherium casirens</i>														
Autapomorfías	1412 ^{→3}	2021 ^{→2}	1900 ^{→1}	61 ^{→2}	1971 ^{→0}	80 ^{→1}	390 ^{→1}	580 ^{→1}	1770 ^{→1}					
RI	0,941	0,75	0,667	0,6	0,412	0,4	0,25	0,25	0					
Nodo 23														
Sinapomorfías	1341 ^{→2}	1910 ^{→3}												
RI	0,5	0,4												
<i>Typotheriopsis chasicensis</i>														
Autapomorfías	782 ^{→0}	1971 ^{→3}	1210 ^{→1}											
RI	0,467	0,412	0											
<i>Caraguatypotherium munozzi</i>														
Autapomorfías	790 ^{→1}	2001 ^{→0}	2552 ^{→1}	411 ^{→0}	2411 ^{→0}	91 ^{→0}	1971 ^{→0}	1190 ^{→1}	2701 ^{→0}					
RI	0,667	0,667	0,625	0,6	0,5	0,455	0,412	0	0					
Nodo 24														
Sinapomorfías	1610 ^{→2}	1362 ^{→4}	1231 ^{→2}	1620 ^{→3}										
RI	1	0,889	0,556	0,5										
MNHN Bol V 11753 (GB 100)														
Autapomorfías	2171 ^{→0}	1883 ^{→5}	1991 ^{→0}	1942 ^{→1}	1891 ^{→0}	1091 ^{→3}	2040 ^{→1}	2110 ^{→1}						
RI	0,6	0,545	0,5	0,417	0,33	0,286	0	0						
<i>Typotheriopsis internum</i>														
Autapomorfías	1300 ^{→1}	2020 ^{→2}	1861 ^{→0}	2052 ^{→0}	1821 ^{→0}	250 ^{→1}	1260 ^{→1}	126						
RI	0,75	0,75	0,667	0,625	0,6	0,5	0	0						
<i>Mesotherium cristatum</i>														
Autapomorfías	772 ^{→4}	1920 ^{→1}	1931 ^{→0}	62 ^{→3}	1232 ^{→3}	1252 ^{→3}	1883 ^{→5}	1061 ^{→0}	1342 ^{→3}	1992 ^{→3}	91 ^{→2}	19712 ^{→3}	1912 ^{→0}	130 ^{→2}
RI	0,833	0,667	0,667	0,6	0,556	0,556	0,545	0,5	0,5	0,5	0,455	0,412	0,4	0,33
<i>Mesotherium cristatum</i> CONT														
Autapomorfías	861 ^{→0}	1891 ^{→0}	121 ^{→0}	350 ^{→1}	552 ^{→3}	750 ^{→1}	820 ^{→1}	840 ^{→1}	1320 ^{→2}	1730 ^{→1}	2650 ^{→1}	2670 ^{→1}	2681 ^{→2}	2690 ^{→1}
RI	0,33	0,33	0,25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudotypotherium subinsigne</i>														
Autapomorfías	1883 ^{→2}	1891 ^{→2}												
RI	0,545	0,33												
<i>Pseudotypotherium maendrum</i>														
Autapomorfías	1210 ^{→1}													
RI	0													

Tabla 7. Anexo V. Lista de sinapomorfias resultantes del análisis B (craneal, mandibular, dentario y poscraneal) del orden Notoungulata. Las sinapomorfias de las que se informa son las resultantes del árbol de consenso tanto del análisis de TNT (2 árboles) como de PAUP (1 árbol). El orden de las sinapomorfias encontradas para cada nodo o taxón están ordenadas decrecientemente según el índice de retención (IR) de las mismas. Abreviaturas.: CONT., continuación.

ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE

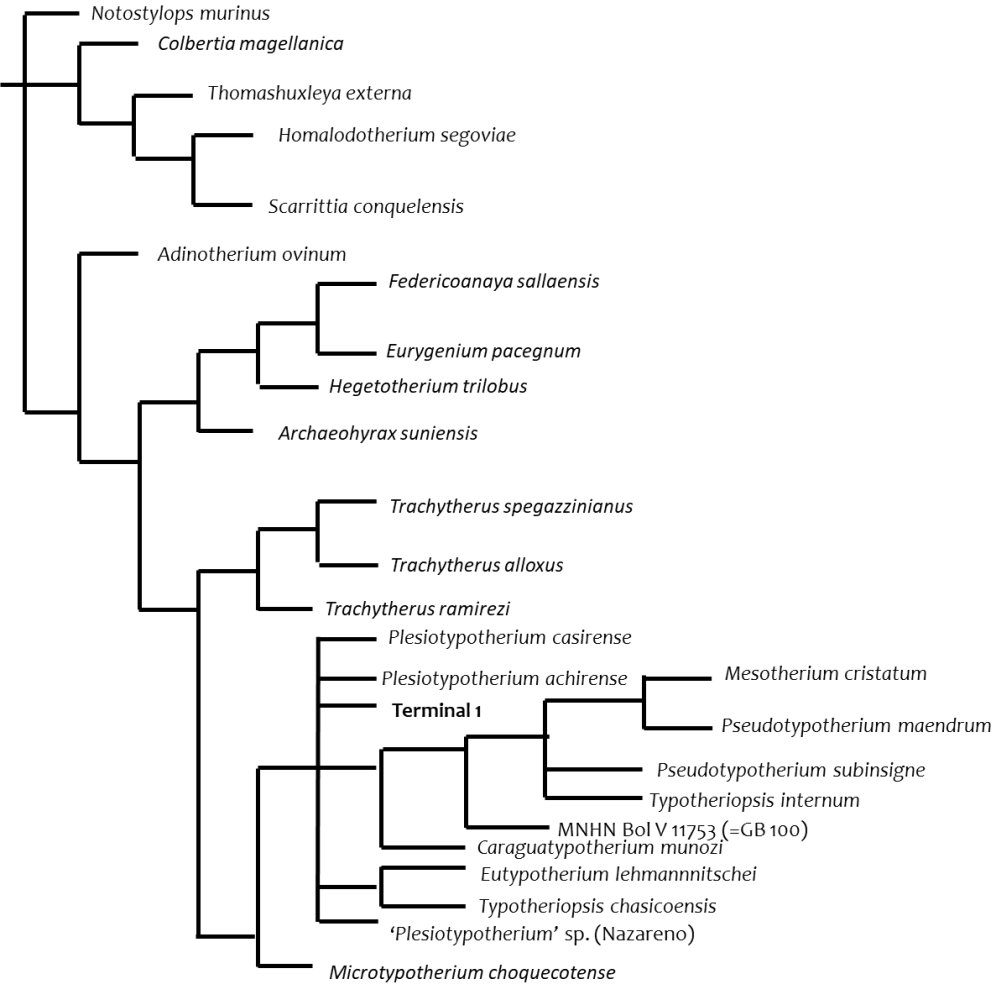


Figura 3. Anexo V. Muestra la topología del análisis B, del árbol de consenso en base a cuatro árboles filogenéticos igualmente parsimoniosos mediante PAUP con la opción DELTRAN (decelerate transformation).

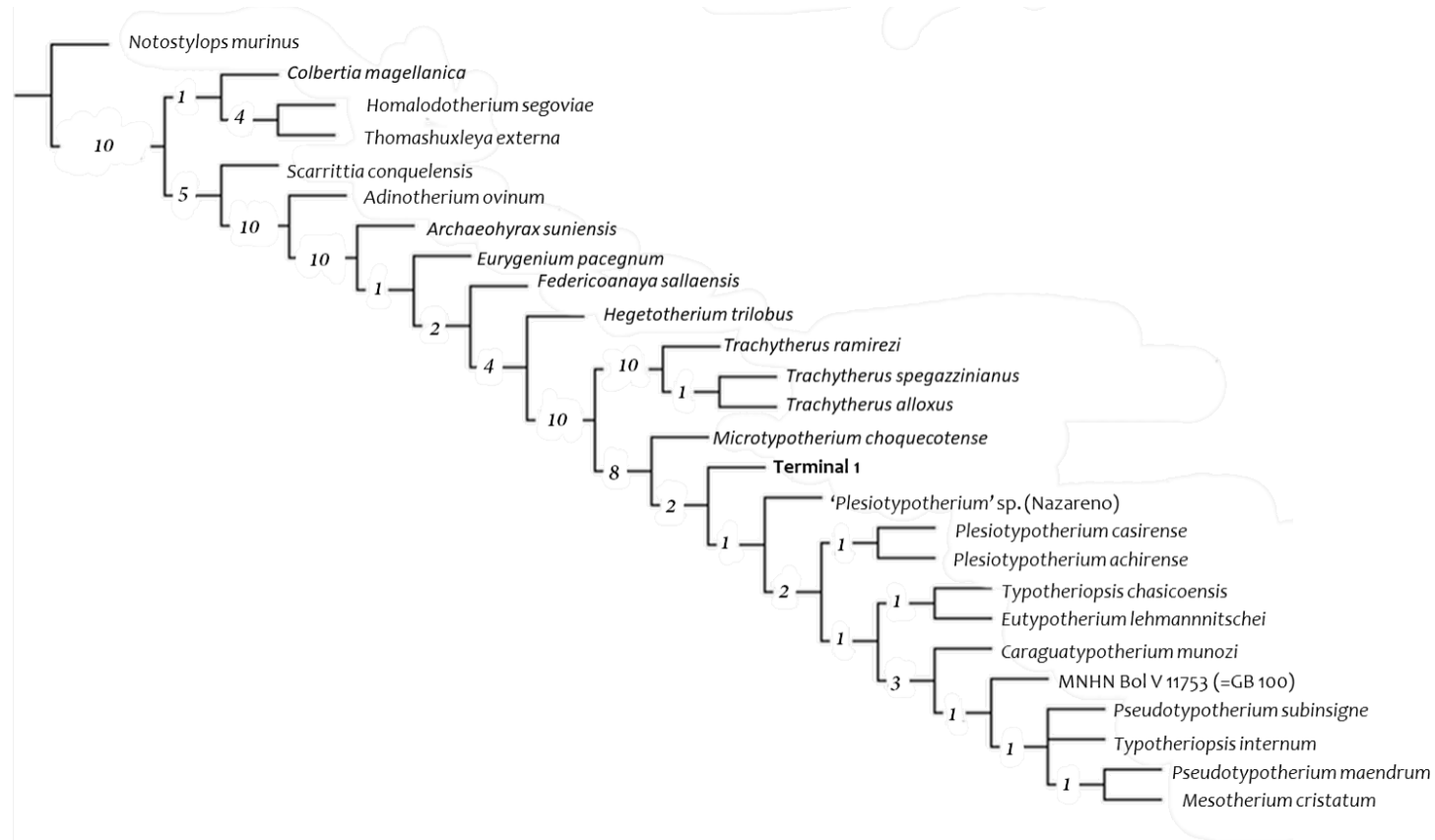


Figura 4. Anexo V. Se muestra los índices de Bremer, del análisis B, efectuados sobre los dos árboles más parsimoniosos obtenidos con TNT.

**ANEXO V. CAPÍTULO X. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL ORDEN NOTOUNGULATA
CON ESPECIAL INTERÉS EN LA FAMILIA MESOTHERIIDAE**

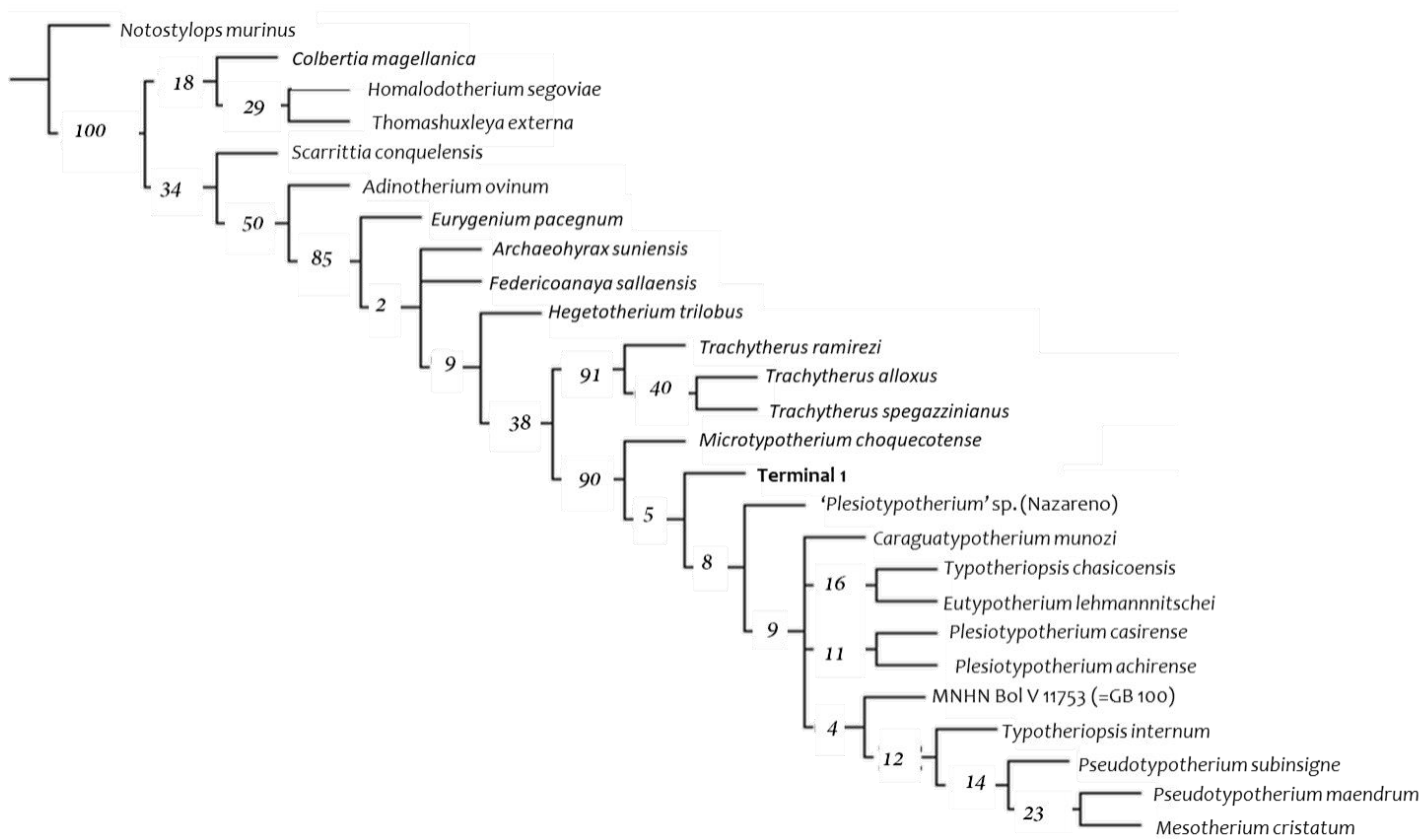


Figura 5. Anexo V. Se muestra los soportes de Bootstrap, del análisis B, efectuados sobre los dos árboles más parsimoniosos obtenidos con TNT.

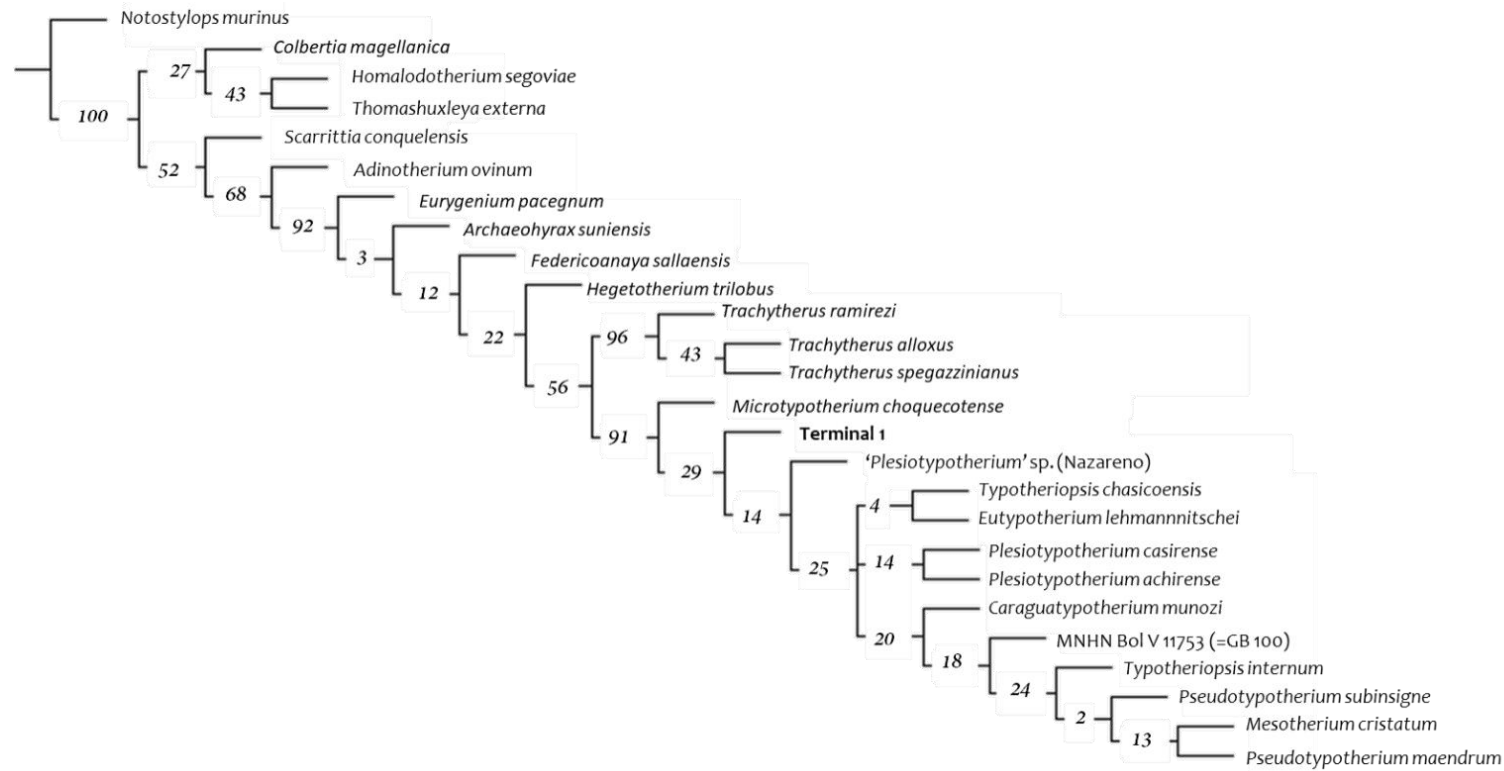


Figura 6. Anexo V. Se muestran los soportes de Jackknife, del análisis B, efectuados sobre los tres arboles más parsimoniosos obtenidos con TNT.

Bibliografía

BIBLIOGRAFÍA

- Agrawal, V. C. (1967). Skull adaptations in fossorial rodents. *Mammalia*, 31, 300-312
- Alberdi, M. T. A., Ortiz-Jaureguizar, E., y Prado, J. L. (1995). Evolución de las comunidades de mamíferos continentales del Cenozoico Superior. *Revista Española de Paleontología*, 10(1), 30-36
- Alston, E. R. (1876). On the classification of Or Glires. *Proceedings of The Zoological Society*, 61-98.
- Ameghino, C. (1918-1919). Los yacimientos fosilíferos del Valle de Santa María en Catamarca y Tucumán. *Anales de la Primera Reunión Nacional de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales*, 1, 148
- Ameghino, F. (1887a). Apuntes preliminares sobre Algunos Mamíferos Extinguidos del Yacimiento de Monte Hermoso existentes en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata*, 1, 1-20
- Ameghino, F. (1887c). Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral. *Boletín del Museo de La Plata*, 1, 1-26
- Ameghino, F. (1889). Contribución al conocimiento de los Mamíferos fósiles de la República Argentina (Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba, T. V. Buenos Aires
- Ameghino, F. (1891). Observaciones sobre algunas especies de los géneros *Typotherium* y *Entelomorphus*. *Revista argentina de historia natural*, 433-437
- Ameghino, F. (1894). Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 15, 603-660
- Ameghino, F. (1904). Nuevas especies de mamíferos Cretáceos y Terciarios de la República Argentina (Continuación). *Anales de la Sociedad Científica Argentina* (pp. 35-41)
- Anaya, F., Pacheco, J., y Pili, L. A. (1989). Hallazgo de mesotheriinos en la formación Kasira (Terciario) en el Sud Boliviano, Prov Modesto Ominste Dpto, Potosi, La Paz, Serie A. *Boletín del Servicio Geológico de Bolivia*(4), 41-46
- Antoine, P. O. (2002). Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Memoirs of Museum National d'Histoire Naturelle*, 188, 359 pp

- Argot, C. (2001). Functional-Adaptative Anatomy of the Forelimb in the Didelphidae, and the Paleobiology of the Paleocene Marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology*, 247, 51-79.
- Argot, C. (2012). Postcranial Analysis of a Carnivoran-Like Archaic Ungulate: The Case of *Arctocyon primaevus* (Arctocyonidae, Mammalia) from the Late Paleocene of France. *Journal of Mammalian Evolution*, 20(2), 83-114
- Armella, M. A., Nasif, N. L., y Cerdeño, E. (2018). Small-sized mesotheriines (Mesotheriidae, Notoungulata) from Northwestern Argentina: Systematic, chronological, and paleobiogeographic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 83, 14-26
- Bargo, M. S., y Reguero, M. A. (1989). El primer registro de un mamífero fósil en el extremo septentrional de Chile. *Ameghiniana*, 26, 239
- Barone, R. (2010). Anatomie comparée des mammifères domestiques, tome 1. Ostéologie. Fifth edition. Éditions Vigot, París, 761 pp
- Bertrand, O. C., y Silcox, M. T. (2016). First virtual endocasts of a fossil rodent: *Ischyromys typus* (Ischyromyidae, Oligocene) and brain evolution in rodents. *Journal of Vertebrate Paleontology* 3:36
- Bertrand, O.C., Amador-Mughal, F., y Silcox, M. T. (2016). Virtual endocasts of Eocene *Paramys* (Paramyinae): oldest endocranial record for Rodentia and early brain evolution in Euarchontoglires. *Proc Roy Soc B* 283: 20152316
- Bidegain, J. C. (1991). Sedimentary development, magnetostatigraphy and sequence of events of the Late Cenozoic in Entre Ríos and surrounding areas in Argentina. Tesis sin publicar. Suecia, p. 128
- Billet, G. (2011). Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. *Journal of Systematic Palaeontology*, 9(4), 481-497.
- Billet, G., Blondel, C., y de Muizon, C. (2009). Dental microwear analysis of notoungulates (Mammalia) from Salla (Late Oligocene, Bolivia) and discussion on their precocious hypsodonty. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 274(1-2), 114-124

- Billet, G., De Muizon, C., y Mamani Quispe, B. (2008). Late Oligocene mesotheriids (Mammalia, Notoungulata) from Salla and Lacayani (Bolivia): implications for basal mesotheriid phylogeny and distribution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 152, 153-200
- Billet, G., Patterson, B., y De Muizon, C. (2009). Craniodental anatomy of late Oligocene archaeohyracids (Notoungulata, Mammalia) from Bolivia and Argentina and new phylogenetic hypotheses. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155(2), 458-509
- Billet, G., y Muizon, C. D. (2013). External and internal anatomy of a petrosal from the late Paleocene of Itaboraí, Brazil, referred to Notoungulata (Placentalia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(2), 455-469
- Block, W. J., y von Wahlert, G. (1965). Adaptation and the Form-Function Complex. *Evolution*, 19(3), 269
- Bond, M., y García, M. (2002). Nuevos restos de toxodonte (Mamalia, Notoungulata) en estratos de la formación Chucal, Mioceno, Altiplano de Arica, norte de Chile. . *Revista geológica de Chile*, 13, 259-242
- Bond, M., Cerdeño, E., y López, G. (1995). Los ungulados nativos de América del Sur (Vol. 12). En Alberti, M. T: Leone, G. Tonni E. P. (eds). *Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales.:* Consejo superior de Investigaciones Científicas, Madrid. 259-275 pp
- Bondesio, P., Laza, J. H., Scillato Yané, G., Tonni, E., P., y Vucetich, M. G. (1980). Estado actual del conocimiento de los Vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de La Provincia de Buenos Aires. *Actas , II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología. Actas, II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Tomo III*, 101-127
- Bonini, R. A., Georgieff, S. M., y Candela, A. M. (2017). Stratigraphy, geochronology, and paleoenvironments of Miocene - Pliocene boundary of San Fernando, Belén (Catamarca, northwest of Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 79, 459-471
- Boscá, C. E. (1924). "Los Tipotéridos en la Colección Paleontológica de J. Rodrigo Botet de Valencia". *Asociación Española para el Progreso de las Ciencias, Congreso de Salamanca*(6)

- Bou, J., Castiella, J. J., y Casinos, A. (1990). Multivariate analysis and locomotor morphology in insectivores and rodents. *Zoologischer Anzeiger*, 225, 287-294
- Brauer, K., y Shober, W. (1970). Katalog der Säugetiergehirne. Catalogue of Mammalian Brains. Jena, Germany: Fischer, G. 40 pp
- Bravard, A. (1857). Observaciones geológicas sobre diferentes terrenos de transporte de la hoyra del Plata. Biblioteca del diario La Prensa, Buenos Aires
- Buckley, M. (2015). Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American ‘ungulates’. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1806): 2014267
- Burmeister, C. V. (1888). Relación de un viaje a la gobernación de Chubut. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires
- Butler, R. F., Marshall, L. G., Drake, R. E., y Curtis, G. H. (1984). Magnetic polarity stratigraphy and K-Ar dating of late Miocene and early Pliocene continental deposits, Catamarca province, NW Arg. *Journal of Geology*, 92, 623-636
- Cabrera, A. (1937a). Notas sobre el suborden “Typotheria”. I. Los paquirucos del Arroyo Chasicó. *Notas del Museo de La Plata*, 2(8), 17-43, 10: 16-43
- Cabrera, A. (1937b). Notas sobre el suborden “Typotheria” V. Rectificación acerca del tipo de “*Pseudotypotherium*”. *Notas del Museo de La Plata*, 2(10), 140-145
- Cabrera, A. (1939a). Los géneros de la Familia Typotheriidae. *Physis*, 14, 359-372
- Cabrera, A. (1939b). Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Revista del Museo de La, nueva serie, sección Paleontología*, 2(6), 3-35
- Cabrera, A., y Kraglievich, L., J. (1931). Diagnósis previas de los Ungulados fósiles del Arroyo Chasicó. *Notas preliminares del Museo de La Plata*, 1, 107-113
- Campbell, B. (1938). A Reconsideration of the Shoulder Musculature of the Cape Golden Mole. *Journal of Mammalogy*, 19, 234-240

- Campos, G. B., y Welker, F. (1976). Comparisons between Brains of a Large and a Small Hystrocomorph Rodent: Capibara, *Hydrochoerus* and Guinea Pig, Cavia; Neocortical Projection Regions and Measurements of Brains Subdivisions. *Brain Behav Evol*, 13, 243-266
- Candela, A. M., y Picasso, M. B. J. (2008). Functional Anatomy of the Limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): Indicators of Locomotor Behavior in Miocene Porcupines. *Journal of Morphology*, 269, 552-593
- Carrano, M. T. (1999). What, if anything, is a cursor? Categories versus continua for determining locomotor habit in mammals and dinosaurs. *Journal of Zoology. Londres.*, 247, 29-42.
- Carrillo, J. C., y Asher, R. J. (2017). An exceptionally well-preserved skeleton of *Thomashuxleya externa* (Mammalia, Notoungulata), from the Eocene of Patagonia, Argentina. *Palaentologia Electronica*, 20, 1-33
- Cartmil, M. (1974). Pads and claws in arboreal locomotion. En Jenkins F. A. Jr. *Primate Locomotion*. Nueva York: Academic Press. 45-83.
- Cassini, G. H., Cerdeño, E., Villafañe, A. L., y Muñoz, N. A. (2012b). Paleobiology of Santacrucian native ungulates (Meridiungulata: Astrapotheria, Litopterna and Notoungulata). En S. F. Vizcaíno, S.F.; Kay, F. y Bargo, S. (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press
- Cassini, G. H., Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., y Cassini, G. (2012a). Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *Journal of Zoology*, 287(1), 53-64
- Cassini, G. H., y Vizcaíno, S. F. (2011). An Approach to the Biomechanics of the Masticatory Apparatus of Early Miocene (Santacrucian Age) South American Ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata): Moment Arm Estimation Based on 3D Landmarks. *Journal of Mammalian Evolution*, 19(1), 9-25
- Castellanos, A. (1925). Un nuevo dasipodio extinguido de la parte meridional de Bolivia. *Museo Natural de Historia Natural*, 33, 255-285

- Cattoi, N. (1939). Craneología y craneometría comparada de los géneros “*Typotheriodon*” y “*Typotherium*”. *Physis*, 14, 399-411.
- Cattoi, N. (1941a). Un nuevo género de “*Typotheriidae*”. *Physis*, 51 (19), 1-4
- Cattoi, N. (1941b). Nueva especie de “*Typotherium*” Bravard. *Physis*, 19(51), 63-67
- Cattoi, N. (1943a). Osteografía y osteometría comparada de los géneros *Typotheriodon* y *Typotherium*. Publicaciones de la Facultad de Ciencias Exactas y Físicas y Naturales. Buenos Aires. 17, 1-122
- Cattoi, N. (1943b). Otras observaciones sobre *Typotheriidae*. *Physis*, 19, 355-362
- Cerdeño, E. (en prensa 2018). Updated synthesis of South American Mesotheriidae (Notoungulata) with emphasis on west-central Argentina. *Revue de Paléobiologie*, vol Hommage à Guérin, 37 (2)
- Cerdeño, E. Montalvo., C.I. (2001). Los Mesotheriinae (Mesotheriidae, Notoungulata) del Mioceno Superior de la Pampa, Argentina. . *Revista Española de Paleontología*, 16(1), 63-75.
- Cerdeño; E., Vera, B., Combina, A. M. (en prensa 2018) A new early Mesotheriidae (Notoungulata) from the Mariño Formation (Argentina): Taxonomic and biostratigraphic implications. *Journal of South American Earth Sciences*.
- Cerdeño, E., Vera, B., Schmidt, G. I., Pujos, F., y Quispe, B. M. (2012). An almost complete skeleton of a new Mesotheriidae (Notoungulata) from the Late Miocene of Casira, Bolivia. *Journal of Systematic Palaeontology*, 10(2), 341-360.
- Cerdeño, E., y Schmidt, G., I. (2013). Milk molars or extra premolars in Mesotheriinae (Mesotheriidae, Notoungulata): New insights into an old controversy. *Geobios*, 46, 195-202.
- Chaffee, R. G. (1952). The deseadan vertebrate fauna of the Scarrit pocket, Patagonia. *American Museum of Natural History*, 98(6), 76.
- Charrier, R., Chavez, A., S., E., Herail, G., Flynn, J. J., Croft, D. A., . . . García, M. (2002). Rapid tectonic and paleogeographic evolution: The Chucal anticline, altiplano of arica, northern Chile. Paper presented at the Geodynamique andine andean geodynamics geodinamica andina 5th International Symposium on Andean Geodynamics, Universite Paul Sabatier, Toulouse, France.

- Cifelli, R. L. (1985). Biostratigraphy of the Casamayoran, Early Eocene, of Patagonia. American Museum Novitates. 2820, 1-26
- Cifelli, R. L. (1993). The Phylogeny of the Native South American Ungulates. En. Szalay F. S, Novacek, M. J. y McKenna M. C. (Eds.), Mammal Phylogeny Springer-Verlag. Nueva York. Vol. 2, 195-216 pp
- Cione, A., L. , Tonni, E., P. , Bargo, M. S., Bond, M., Candela, A. M., Carlini, A. A., . . . Vucetich, M. G. (2007). Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. Ameghiniana, Publicación especial 11, 257-278.
- Cione, A., L., Gasparini, G. M., Soibelzon, E., Soibelzon, L. H., y Tonni, E., P. (2015). The great American Biotic Interchange. South America and the Southern Hemisphere: Springer.
- Clark Le Gross, W. E. (1926). On the anatomy of the pen-tailed Tree-Shrew (*Ptilocercus lowii*). Proceedings of the Zoological Society of London. 96: 1179-1309
- Claire, H. (1969). Estudio Geológico de la Región e Chagua-Kasira. Universidad Mayor de San Andrés. Facultad de Ciencias Geológicas., La Paz, Bolivia.
- Croft, D. A. (2006). Do marsupials make goods predator?. Insight from predator-prey diversity ratios. Journal of Evolutionary Biology Research, 8, 1193-1214
- Croft, D. A. (2007). The middle miocene (Laventan) Quebrada Honda fauna, southern Bolivia and a description of its Notoungulates. Palaeontology, 50 (Part 1), 277-303
- Croft, D. A., Anaya, F., Auerbach, D., Garzone, C., y MacFadden, B. J. (2009). New Data on Miocene Neotropical Provinciality from Cerdas, Bolivia. Journal of Mammalian Evolution, 16(3), 175-198
- Croft, D. A., Engelman, R. E., Dolgushina, T., y Wesley, G. (2018). Diversity and disparity of sparassodonts (Metatheria) reveal non-analogue nature of ancient South American mammalian carnivore guilds. Proceedings of the American Philosophical Society, 285(20172012), 1-9.
- Croft, D. A., Engelman, R. E., Dolgushina, T., y Wesley, G. (2018). Diversity and disparity of sparassodonts (Metatheria) reveal non-analogue nature of ancient South American mammalian carnivore guilds. Proceedings of the American Philosophical Society, 285(20172012), 1-9

- Croft, D. A., Flynn, J. J., y Wyss, A. R. (2004). Notoungulata and Litopterna of the Early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. *Fieldiana, Geology* (50), 1-52
- Croft, D. A., y Anaya, F. (2006). A new middle miocene hegetotheriid (Notoungulata: Typotheria) and a phylogeny of the hegetotheriidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(2), 387-399
- Croft, D. A., y Anderson, L. C. (2008). Locomotion in the Extinct Notoungulate *Protypotherium*. *Palaentologica Electronica*, 11(1), 20
- Croft, D. A., y Weinstein, D. (2008). The first application of the mesowear method to endemic South American ungulates (Notoungulata). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 269(1-2), 103-114
- Curtis G. H. (1992). Geochronology of the mammal-bearing late Cenozoic on the Northern Altiplano, Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences*, 5(1), 1-19
- Danilo, L., Remy, J., Vianey-Liaud, M., Méridgeaud, S., y Lihoreau, F. (2015). Intraspecific Variation of Endocranial Structures in Extant *Equus*: A Prelude to Endocranial Studies in Fossil Equids. *Journal of Mammalian Evolution*, 22(4), 561-582
- Davis, D. D. (1949). The shoulder architecture of the bears and other carnivores. *Fieldiana: Zoology*. 31(34), 285-305
- De Iullis, G., y Pulerà, D. (2010). *Dissection of Vertebrates: A Laboratory Manual*. Amsterdam: Elsevier/Academic Press. 332 pp
- de Paula Couto, C. (1952). Fossil mamals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. *Marsupialia: Polydolopidae and Borhyaenidae*. *American museum novitates*, 1559, 1-27
- de Paula Couto, C. (1956). Fossil mamals from the beginning of the Cenozoic in Brazil Notoungulata. *American Museum Novitates* (1568), 1-16
- Dechaseaux, C. (1962). Encéfalos de notoungulados y de desdentados xenartros fósiles. *Ameghiniana*, 2(11), 193-209

- Deschamps, C., Vucetich, M. G., Montalvo, C. I., y Zárata, M. A. (2013). Capybaras (Rodentia, Hydrochoeridae, Hydrochoerinae and their bearing in the calibration of the late Miocene-Pliocene sequences of South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 48, 145-458
- Dozo, M. T. (1997). Paleoneurología de *Dolicavia minuscula* (Rodentia, Caviidae) y *Paedotherium insigne* (Notoungulata, Hegetotheriidae) del Plioceno de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 34, 427-435
- Dozo, M. T., y Martínez, G. (2015). First Digital Cranial Endocasts of late Oligocene Notohippidae (Notoungulata): Implications for Endemic South American Ungulates Brain Evolution. *Journal of Mammalian Evolution*. 23, 1-16
- Dunn, R. E., Madden, R. H., Kohn, M. J., Schmidt, M. D., Strömberg, C. A. E., Carlini, A. A., . . . J., G. (2012). A new chronology for middle Eocene-Early Miocene South American Land Mammal Ages. *Geol Soc Am Bull*, 1(25), 539-555
- Ebensperger, L. A. B., F. (2000). Energetics and burrowing behaviour in the semifossorial degu *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Zoology*, 252, 179-186
- Eisenberg, J. F. (1981). The mammalian radiations. An Analysis of Trend in Evolution, Adaptation, and Behavior. The university of Chicago Press. Chicago y Londres
- Elissamburu, A. (2012). Estimación de la masa corporal en géneros del Orden Notoungulata. *Estudios Geológicos*, 68, 91-111
- Elissamburu, A., y Vizcaíno, S. F. (2004). Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology*, 261, 145-159
- Ercolí, M. D., Álvarez, A., Stefanini, M. I., Busker, F., y Morales, M. M. (2014). Muscular Anatomy of the Forelimbs of the Lesser Grison (*Galictis cuja*), and a Functional and Phylogenetic Overview of Mustelidae and Other Caniformia. *Journal of Mammalian Evolution*, 22(1), 57-91
- Fernández-Monescillo, M., Antoine, P.-O., Pujos, F., Gomes Rodrigues, H., Mamani Quispe, B., y Orliac, M. (2017). Virtual Endocast Morphology of Mesotheriidae (Mammalia, Notoungulata, Typotheria): New Insights and Implications on Notoungulate Encephalization and Brain Evolution. *Journal of Mammalian Evolution*. 1-16

- Fernández-Monescillo, M., Quispe, B. M., Pujos, F., y Antoine, P.-O. (2018). Functional Anatomy of the Forelimb of *Plesiotypotherium achirens* (Mammalia, Notoungulata, Mesotheriidae) and Evolutionary Insights at the Family Level. *Journal of Mammalian Evolution*. 25 (2), 197-211
- Flower, W. H. (1873-1874). On a Newly Discovered Extinct Ungulate Mammal from Patagonia, *Homalodotherium cunninghami*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 164, 173-182
- Flynn, J. J., Croft, D. A., Charrier, R., Wyss, A. R., Hérail, G., y García, M. (2005). New Mesotheriidae (Mammalia, Notoungulata, Typotheria), geochronology and tectonics of the Caragua area, northernmost Chile. *Journal of South American Earth Sciences*, 19(1), 55-74
- Flynn, J. J., y Swisher, C. C. (1995). Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlation to global geochronologies. *Geochronology Time Scales and Global Stratigraphic Correlations*, SEMP (Society for Sedimentary GEology) Special Publication, 54, 317-333
- Flynn, J. J., y Wyss, A. R. (1998). Recent advances in South American mammalian paleontology. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 449-454
- Forasiepi, A. M., MacPhee, R. D., Hernández Del Pino, S., Schmidt, G., I., Amson, E., y Grohé, C. (2016). Exceptional Skull of Huauqueriana (Mammalia, Litopterna, Macraucheniiidae) from the late Miocene of Argentina: Anatomy, Systematics, and Paleobiological implications. *Bulletin of the American Museum of Natural History* (404), 76
- Francis, J. C. (1960). Análisis de algunos factores de confusión en la sistemática genérica de los Mesotheriinae (Notoungulata, Typotheria). *Ameghiniana*, 2 (2), 29-36
- Francis, J. C. (1965). Los géneros de la Subfamilia Mesotheriinae (Typotheria, Notoungulata) de la República Argentina. *Boletín del laboratorio de paleontología de vertebrados*, 1(1), 31
- Gambaryan, P. P. (1983). *How Mammals Run: Anatomical Adaptations*. John Wiley y Sons, Nueva York. 387 pp
- Gambaryan, P. P., y Gasc, J. P. (1993). Adaptive properties of the musculoskeletal system in the mole-rat *Myospalax myospalax* (Mammalia, Rodentia), cinefluorographical, anatomical, and biomechanical

- analyses of burrowing. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 123, 363-401
- Garzione, C. N., Hoke, G. D., Libarkin, J. C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., . . . Mulch, A. (2008). Rise of the Andes. *Science*, 320(5881), 1304-1307
- Gasc, J. P., Renous, S., Casinos, A., Laville, E., y Bou, J. (1985). Comparison of diverse digging patterns in some small mammals. *Fortschritte der Zoologie*, 30, 35-38
- Gervais, H., y Ameghino, F. (1880). Los mamíferos fósiles de L'amerique du sud. *Revista del Museo de La Plata* 4, 225 pp
- Gervais, P. (1872b). Mémoire sur les Formes cérébrales propres a différents groupes de mammifères. *Journal de Zoologie*, 1, 425-469
- Goloboff, A. P., Farris, J. S., y Nixon, K. C. (2008). TNT, a free Program for Phylogenetic Analysis. *Cladistics*, 24, 1-13
- Gomes Rodrigues, H., Herrel, A., y Billet, G. (2017a). Ontogenetic and life history trait changes associated with convergent ecological specializations in extinct ungulate mammals. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 114(5), 1069-1074.
- Gomes Rodrigues, H., Lefebvre, R., Fernández-Monescillo, M., Mamani Quispe, B., y Billet, G. (2017b). Ontogenetic variations and structural adjustments in mammals evolving prolonged to continuous dental growth. *Royal Society Open Science*, 4 (1) 170494
- Gomper, M. E. (1995). Mammalian Species. *Nasua narica*. *The American Society of Mammalogist*, 487, 1-10
- Gregory, W. K. (1912). Notes on the Principles of Quadrupedal Locomotion and on The Mechanism of the Limbs in Hoofed Animals. *Annals N. Y. Acad. Sciences*, 23 (34), 267-294
- Gregory-Wodzicki, K. M., McIntosh, W. C., y Velasquez, K. (1998). Climatic and tectonic implications of the late Miocene Jakkoto flora, Bolivian Altiplano. *Journal of South American Earth Sciences*, 11, 533-560
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistic software package for education and data analysis. *Paleontologica Electronica*, 4(1), 9

- Hérail, G., Oller, J., Baby, P., Bonhomme, M., y Soler, P. (1996). Strike-slip faulting, thrusting and related basins in the Cenozoic evolution of the southern branch of the Bolivian Orocline. *Tectonophysics*, 259, 201-212
- Hickman, G. C. (1985). Surface-mound formation by the Tuco-tuco *Ctenomys fulvus* (Rodentia: Ctenomyidae), with comments on earth-pushing in other fossorial mammals. *Journal of Zoology*, London, 3(205), 385-390
- Hildebrand, M. (1985). Digging of quadrupeds. En *Functional Vertebrate morphology* Belnap Press of Harvard University Press, Cambridge. 89-109
- Hildebrand, M. G., Goslow, E. J. (2001). *Analysis of Vertebrate Structure*. John Wiley and Sons, Inc., New York., 5th ed., 660 pp
- Hitz, R. B., Billet, G., y Derryberry, D. (2008). New Interatheres (Mammalia, Notoungulata) from the Late Oligocene Salla Beds of Bolivia. *Journal of Paleontology*, 82(3), 447-469
- Hoffstetter, R. (1968). Un gisement de mammifères déséadiens (Oligocène inférieur) en Bolivie. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 267(D), 1095-1097
- Hoffstetter, R. (1977). Un gisement de Mammifères miocènes à Quebrada Honda (Sud bolivien). *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 275(D), 1517-1520
- Hoffstetter, R. (1986). High Andean mammalian faunas during the Plio-Pleistocene. En Vuileumier, F., Monasterds, M (eds) *High altitude sub tropical biogeography*. Oxford University Press, Oxford, 218-245 pp
- Hoffstetter, R., Martinez, C. M., y Tomasi, P. (1972). Nouveaux gisements de Mammifères néogènes dans les couches rouges de l'Altiplano bolivien. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 739-742.
- Holliger, C. D. (1916). Anatomical adaptations in the thoracic limb of the California pocket gopher and other rodents. *University of California Publications in Zoology* (3), 447-494
- Jarvis, J. U. M., y Sale, J. B. (1971). Burrowing and burrow patterns of East African mole-rats *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. *Journal of Zoology*, 163(4), 451-479
- Jerison, H. J. (1973). Evolution of the brain and intelligence. New York Academic Press, 16(3), 403-426

- Jerison, H. J. (2012). Digitized fossil brains: neocorticalization. *Biolinguistic*, 6, 383-392
- Kardong, K. V. (2015). *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. McGraw-Hill. Nueva York, 782 pp
- Kay, R. F., Macfadden, B. J., Madden, R. H., Sandeman, H., y Anaya, F. (1998). Revised age of the Salla beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Desecadan South American Land Mammal "Age". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(1), 189-199
- Kitching, I. J., Forey, P. L., Humphries, C. J., y Williams, D. M. (1988). *Cladistics. The Theory and Practice of Parsimony Analysis*. Oxford Oxford University Press
- Kley, N. J., y Kearney, M. (2007). Adaptations for digging and burrowing. En Hall, B. (Ed.), *Fins into Limbs*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois 284-309 pp
- Kohn, M. J., E., S. C. A., Madden, R. H., Dunn, R. E., Evans, S., y Carlini, A. A. (2015). Quasi-static Eocene-Oligocene climate in Patagonia promotes slow faunal evolution and mid-Cenozoic global cooling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 435, 24-37
- Koyabu, D., Maier, W., y Sanchez-Villagra, M. R. (2012). Paleontological and developmental evidence resolve the homology and dual embryonic origin of a mammalian skull bone, the interparietal. . *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 109(35), 14075-14080
- Kraglievich, L., J. (1930). La Formación Friaseana del Río Frías, etc., y su fauna de mamíferos. *Physis*, 10, 127-166.
- Kraglievich, L., J. (1934). La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que precedieron y sucedieron, 1-36
- Lamb, S. (2015). Cenozoic uplift of the Central Andes in northern Chile and Bolivia—reconciling paleoaltimetry with the geological evolution. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 53(11), 1227-1245
- Laville, E., Casinos, A., Gasc, J. P., Renous, S., y Bou, J. (1989). Les mécanismes du fouissage chez *Arvicola* terrestres et *Spalax ehrenbergi*: Étude fonctionnelle et évolutive. *Antomischer Anzeiger*, 1969, 131-144
- Lebrun, R. (2014). ISE-MeshTools, a 3D interactive fossil reconstruction freeware. Paper presented at the 12th Annual Meeting of EAVP, Torino, Italy

- Lessa, E. P. Thaler., C. S. (1989). A reassessment of morphological specializations for digging in pocket gophers. *Journal of Mammalogy*, 70, 689-700
- Long, A., Bloch, J. I., y Silcox, M. T. (2015). Quantification of neocortical ratios in stem primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 157(3), 363-373
- Loomis, F. B., y College, A. (1914). The Deseado Formation of Patagonia. Amherst College. 1-232
- MacFadden, B. (1990). Chronology of Cenozoic primate localities in South America. *Journal of Human Evolution*, 19(1-2), 7-21
- MacFadden, B. J., y Wolff, R. G. (1981). Geological investigations of Late Cenozoic vertebrate-bearing deposits in Southern 2º Congreso Latino-Americano de Paleontología de Vertebrados, Rio de Janeiro, Anais (2), 765-778
- MacFadden, B., Anaya, F., y Swisher, C. C. (1995). Neogene paleomagnetism and oroclinal bending of the central Andes of Bolivia. *Journal of Geophysical Research*, 100, B5, 8153-8167
- MacPhee, R. D. E. (2014). The Serralis Bone, Interparietals, “X” Elements, Entotympanics, and the Composition of the Notoungulate Caudal Cranium. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 384, 1-69
- Macrini, T. E. (2009). Description of a digital cranial endocast of *Bathysenys reevesi* (Merycoidodontidae; Oreodontoidea) and implications for apomorphy-based diagnosis of isolated, natural endocasts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(4), 1199-121
- Macrini, T. E., De Muizon, C., Cifelli, R. L., y Rowe, T. (2007a). Digital cranial endocast of *Pucadelphys andinus*, a Paleocene metatherian. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(1), 99-107
- Macrini, T. E., Rowe, T., y Archer, M. (2006). Description of a Cranial Endocast From a Fossil Platypus, *Obdurodon dicksoni* (Monotremata, Ornithorhynchidae), and the Relevance of Endocranial Characters to Monotreme Monophyly. *Journal of Morphology*, 267, 1000-1015
- Madden, R. H., Kay, R. F., Heizler, M., Vilas, J., y Ré, G. (2005). Geochronology of the Sarmiento Formation at Gran Barranca and elsewhere in Patagonia calibrating middle Cenozoic Mammal Evolution in South America. *Actas 16 Congreso Geología Argentina, La Plata.*, 4, 411-412

- Maddison, W. P., y Maddison, D. R. (2018). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versión 2.71
- Marshall, L. G., Butler, P. M., Drake, R. E., Curtis, A., y Tedford, R. H. (1979). Calibration of the Great American interchange. *Science*, 204, 272-279
- Marshall, L. G., Cifelli, R. L., Drake, R. E., y Curtis, G. H. (1986). Vertebrate paleontology, geology, and geochronology of the Tapera de López and Scarritt Pocket, Chubut Province, Argentina. *Journal of Paleontology*, 60(04), 920-951
- Marshall, L. G., Hoffstetter, R., y Pascual, R. (1983). Mammals And Stratigraphy: Eochronology Of The Continental Mammal-Bearing Tertiary Of South America. *Paleovertebrata*, 1-93.
- Marshall, L. G., y Patterson, B. (1981). Geology and Geochronology of the Mammal-bearing Tertiary of the Valle de Santa María and Río Corral Quemado, Catamarca Province, Argentina. *Fieldiana, Geology*. 9, 1-80
- Marshall, L. G., y Sempere, T. (1991). The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: A review. En Suarez-Soruco, R (ed), Fósiles y Facies de Bolivia. Vol 1. Vertebrados. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia*, 12 (3-4), 631-652
- Martínez, G., Dozo, M. T., Gelfo, J. N., y Marani, H. (2016). Cranial Morphology of the Late Oligocene Patagonian Notohippid *Rhynchippus equinus* Ameghino, 1897 (Mammalia, Notoungulata) with Emphases in Basicranial and Auditory Region. *Plos one*, 11(5), e0156558.
- Maynard Smith, J., y Savage, R. J. G. (1956). Some locomotory adaptations in mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 42, 603-622
- McEvoy, J. S. (1982). Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 173, 337-421
- McKenna, M. C. (1975). Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic land mammals age faunas, South America. *Paleovertebrata*, 19, 169-210
- McKenna, M. C., y Bell, S. K. (1997). *Classification of Mammals: Above the Species Level*. Columbia University Press, 640 pp

- Mendoza, M., Janis, C. M., y Palmqvist, P. (2006). Estimating the body mass of the extinct ungulates: a study on the use of multiple regressions. *Journal of Zoology*, 270(1), 90-101
- Meng, J., Hu, Y. M., y Li, C. K. (2003). The osteology of *Rhombomylus* (Mammalia, Glires): Implications for phylogeny and evolution of glires. *Bulletin American Museum of Natural History*, 275, 1-247
- Mercerat, A. (1891). Apuntes sobre el género *Typotherium* Revista del museo de la Plata, 2, 74-80
- Michener, G. R. (2004). Hunting Techniques and Tool Use by North American Badgers Preying on Richardson's Ground Squirrels. *Journal of Mammalogy*, 85(5), 1019-1027
- Montoya-Sanhueza, G., Moreno, K., Bobe, R., Carrano, M. T., García, M., y Corgne, A. (2017). Peltephilidae and Mesotheriidae (Mammalia) from late Miocene strata of Northern Chilean Andes, Caragua. *Journal of South American Earth Sciences*, 75, 51-65
- Oiso, Y. (1991). New land mammal locality of the Middle Miocene (Colluncuran) age from Nazareno, Southern Bolivia. (Vol. 1). Santa Cruz, Bolivia: Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia, 653-672
- Olson, R. A., Womble, M. D., Thomas, D. R., Glenn, Z. D., y Butcher, M. T. (2015). Functional Morphology of the Forelimb of the Nine-Banded Armadillo (*Dasypus novemcinctus*): Comparative Perspectives on the Myology of Dasypodidae. *Journal of Mammalian Evolution*, 23(1), 49-69
- Orliac, M. J., Pierre-Olivier, A., y Ducrocq, S. (2010). Phylogenetic relationships of the Suidae (Mammalia, Cetartiodactyla): new insights on the relationships within Suoidea. *Zoologica Scripta*, 39(4), 315-330
- Orliac, M. J., y Gilissen, E. (2012). Virtual endocranial cast of earliest Eocene *Diacodexis* (Artiodactyla, Mammalia) and morphological diversity of early artiodactyl brains. *Proceedings of the Royal Society B*, 279(1743), 3670-3677
- Oxnard, C. (1963). Locomotor adaptation in the primate forelimb. *Symposia of the Zoological Society of London*, 10, 165-182
- Pascual, R. (1996). Late Cretaceous-Recent land-mammals. An aproach to South American geobiotic evolution. *Mastozologia Neotropical*, 3, 133-152

- Pascual, R., Ortega-Hinojosa, E. J., Gondar, D., y Tonni, E., P. (1966). Las edades del Cenozoico mamalífero de la Provincia de Buenos Aires. En Borrelo, A. V, (ed), Pascual, R (dir). Paleontografía Bonaerense, Fascículo 4, Vertebrata, 2, 3-12
- Patterson, B. (1934a). The auditory region of an upper Pliocene typotherid. Geological Series, Field Museum of Natural History, 6(5), 83-89
- Patterson, B. (1934c). *Trachytherus*, a typotherid from the Deseado Beds of Patagonia. Geological Series, Field Museum of Natural History, VI (8), 119-139
- Patterson, B. (1937). Some notoungulate braincast Field museum of natural history, 6 (19), 36.
- Patterson, B. (1952). Notas acerca del cráneo de un ejemplar juvenil de *Mesotherium cristatum*. Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar de Plata, 1(1), 71-78
- Patterson, B. (1975). The fossil aardvarks (Mammalia: Tubulidentata). Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, 147, 185-237
- Patterson, B., y Pascual, R. (1972). The fossil mammal fauna of South America. En Kreast, A. Erk, F. C., Glass, B. (Eds), Evolution, mammals and Southern continents. State University of New York. Nueva York 247-309
- Paz, R. E., Kramarz, A., y Bond, M. (2011). Mesotheriid (Mammalia, Notoungulata) Remains from the Colhuehuapian Beds (Early Miocene) of Chichinales Formation, Río Negro Province, Argentina. Ameghiniana, 48(2), 264-269
- Perkins, M. E., Fleagle, J. G., Heizler, M. T., Nash, B., Bown, T. M., Tauber, A. A., . . . Bargo, M. S. (2012). Tephrochronology of the Miocene Santa Cruz and Pinturas Formations, Argentina. 23-40
- Pilleri, G., Gahr, M., y Kraus, C. (1984). Cephalization in rodents with particular reference to the Canadian beaver (*Castor canadensis*). In G. Pilleri (Ed.), Investigations on behaviors Berne, Switzerland: Brain Anatomy Institute, 11-102
- Plotnick, R. E., y Baumiller, T. K. (2000). Invention by evolution: functional analysis in paleobiology. En Erwin, D. H., y Wing, S. L (Eds) DeepTime: Paleobiology's Perspective. Supplement to Vol.24 (4) of Paleobiology

- Polly, P. D. (2007). Limbs in mammalian evolution. En B. K. Hall (Ed), Fins into limbs: Evolution, Development, and Transformation. Chicago. University of Chicago Press, Chicago, 245-268 pp
- Pujos, F., De Iuliis, G., Mamani Quispe, B., Adnet, S., Andrade Flores, R., Billet, G., . . . Antoine, P.-O. (2016). A new nothrotheriid xenarthran from the early Pliocene of Pomata-Ayte (Bolivia): new insights into the caniniform-molariform transition in sloths. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178(3), 679-712
- Quaife, L. R. (1978). The form and function of the North American badger (*Taxidea taxus*) and its fossorial way of life. (M. S. thesis), University of Calgary, Calgary, Alberta, Canada.
- Radinsky, L. (1978). Evolution of Brain Size in Carnivores and Ungulates. *The American Naturalist*, 112(987), 815-831
- Radinsky, L. (1981). Brain Evolution in Extinct South American Ungulates. *Brain, Behavior and Evolution*, 18, 169-187
- Reed, C. A. (1951). Locomotion and Appendicular Anatomy in Three Soricoid Insectivores. *The American Midland Naturalist*, 45(3), 513-671
- Reed, C. A. (1958). Observations on the burrowing Rodent Spalax in Iraq. *American Society of Mammalogist*, 38(3), 386-389.
- Reguero, M. A., y Candela, A. M. (2011). Late Cenozoic mammals from the Northwest of Argentina. *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*, 411-426
- Reguero, M. A., y Castro, P. V. (2004). Un nuevo Trachytheriinae (Mammalia, †Notoungulata) del Deseadense (Oligoceno tardío) de Patagonia, Argentina: implicancias en la filogenia, biogeografía y bioestratigrafía de los Mesotheriidae. *Revista geológica de Chile*, 31(1), 45-64
- Reguero, M. A., y Prevosti, F. J. (2010). Rodent-like notoungulates (Typotheria) from Gran Barranca, Chubut Province, Argentina: phylogeny and systematics. En Madden, R. H. Carlini, A. A. Vucetich M. G y Kay R. F. (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, 148-156 pp
- Reguero, M., Candela, A. M., y Cassini, G. H. (2010). Hypsodonty and body size in rodent-like notoungulates. En Madden, R. H. Carlini, A. A. Vucetich, M. G. y Kay, R. F. (Eds.), *The Paleontology of Gran*

- Barranca Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia, Cambridge University Press, 362-371 pp
- Reig, O. A. (1981). Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. Monographic Naturae, 1, 1-162
- Riggs, E. R., y Patterson, B. (1935). Description of Some Notoungulates from the Casamayor ("Notostylops") Beds of Patagonia. Proceedings of the American Philosophical Society, 75(2), 163-215
- Riquelme, R. (1998). Evolución tecnosedimentaria post-oligocénica del borde occidental del Altiplano, entre Tignámar y Salar de Surire, I Región, Chile. (PhD), Universidad de Chile, Santiago.
- Rose, J., Moore, A., Russell, A., y Butcher, M. (2014). Functional osteology of the forelimb digging apparatus of badgers. Journal of Mammalogy, 95(3), 543-558
- Rose, M. D. (1993). Functional anatomy of the elbow and forearm in primates. En Gebo, D. L. (Ed). Postcranial Adaptations in Non-Human Primates. Northern Illinois University Press, Dekalb, 70-95
- Roth, S. (1901). Notas sobre algunos nuevos mamíferos fósiles. Revista Museo de La Plata, 10, 251-256
- Roth, S. (1903). Los ungulados sudamericanos. Anales del Museo de La Plata. Sección Paleontología, 5, 1-36
- Rovereto, C. (1914). Los estratos Araucanos y sus fósiles. Anales de Museo de Historia Natural de Buenos Aires, 25, 1-249
- Rowe, T. (1996b). Coevolution of the mammalian middle ear and neocortex. Science, 273, 651-654
- Rusconi, C. (1936). Restos de mamíferos terciarios de San Luis. Boletín Paleontológico de Buenos Aires, 6, 1-4
- Rusconi, C. (1947). Nueva especie de Tipotérido de Jachal (San Juan). Anales de la Sociedad Científica Argentina, 5(43), 248-251
- Rybczynski, N. (2008). Woddcutting Behavior in Beavers (Castoridae, Rodentia): Estimating Ecological Performance in a Modern and a Fossil Taxon. Paleobiology, 34(3), 389-402
- Saint-André, P.-A. (1994). Contribution a l'etude des grands mammiferes du neogene de l'altiplano bolivien. Unpublished PhD thesis. Muséum national d'histoire naturelle

- Salesa, M. J., Anton, M., Peigné, S., y Morales, J. (2008). Functional anatomy and biomechanics of the postcranial skeleton of *Simocyon batalleri* (Viret, 1929) (Carnivora, Ailuridae) from the Late Miocene of Spain. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 152, 593-621
- Sargis, E. J. (2002a). Functional Morphology of the Forelimb of Tupaiids (Mammalia, Scandentia) and Its Phylogenetic Implications. *Journal of Morphology*, 253, 10-42
- Schaller, O. (2007). *Illustrated Veterinary Anatomical Nomenclature* Stuttgart: Enke Verlag (2da Ed). 628 pp
- Serres, M. (1857). Note sur une collection d'ossements fossiles recueillis par M. Séguin dans l'Amerique du Sud. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 54, 954-962
- Serres, M. (1867). De l'ostéographie du *Mesotherium* et de ses affinités zoologiques. *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de la Académie des Sciences.*, 65, 140-148
- Shockey, B. J. (1997). *Toxodontia of Salla, Bolivia (Late Oligocene): Taxonomy, systematics and functional morphology*. Unpublished PhD thesis. University of Florida
- Shockey, B. J. (1997). Two new notoungulates (Family Notohippidae) from the Salla Beds of Bolivia (Deseadan: late Oligocene): systematics and functional morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(3), 584-599
- Shockey, B. J., Billet, G., y Salas-Gismondi, R. (2016). A new species of *Trachytherus* (Notoungulata: Mesotheriidae) from the late Oligocene (Deseadan) of Southern Peru and the middle latitude diversification of early diverging mesotheriids. *Zootaxa*, 4111(5), 565-583
- Shockey, B. J., Croft, D. A., y Anaya, F. (2007). Analysis of function in the absence of extant functional homologues: a case study using mesotheriid notoungulates (Mammalia). *Paleobiology*, 33(2), 227-247
- Shockey, B. J., Flynn, J. J., Croft, D. A., Gans, P. B., y Wyss, A. R. (2012). New leontiniid Notoungulata (Mammalia) from Chile and Argentina: comparative anatomy, character analysis, and phylogenetic hypotheses. *American Museum Novitates*, 3737, 64
- Shockey, B. J., y Anaya, F. (2008). Postcranial Osteology of Mammals from Salla, Bolivia (Late Oligocene): Form, Function, and Phylogenetic Implications, En Sargis, E.J, Dagosto, M. (eds) *Mammalian*

- Evolutionary Morphology, A Tribute to Frederick S. Szalay. Springer Science+Business Media B. V 135-157
- Shultz, S., y Dunbar, R. (2010). Encephalization is not a universal macroevolutionary phenomenon in mammals but is associated with sociality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States*, 107(50), 21582-21586
- Simpson, G. G. (1932). Skulls and brains of some mammals from the Notostylops beds of Patagonia. *American Museum Novitates*, 578, 1-11
- Simpson, G. G. (1933a). Brains of *Phenacodus*, *Notostylops* and *Rhyphodon*. *American Museum Novitates*, 622, 1-19
- Simpson, G. G. (1933b). Brains of two Typotheres and a Litoptern. *American Museum Novitates*, 629, 1-18
- Simpson, G. G. (1934). Provisional Classification of extinct South American Hoofed Mammals. *American Museum Novitates*, 750, 22
- Simpson, G. G. (1940). The names *Mesotherium* and *Typotherium*. *American Journal of Science*, 238, 518-521.
- Simpson, G. G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85, 1-350
- Simpson, G. G. (1948). The beginning of the age of mammals in South America Vol 1. *American Museum of Natural History, Bulletin*, 91-1-232
- Simpson, G. G. (1967). The beginning of the age of mammals in South America Vol 2. *American Museum of Natural History, Bulletin*, 137, 1-259
- Simpson, G. G., y Minoprio, J. L. (1949). A new adiantine litoptern and associated mammals from a deseadan faunule in Mendoza, Argentina. *American museum novitates*, 1434, 1-27.
- Sinclair, W. J. (1900). Mammalia of the Santa Cruz Beds. En Scott, W (Ed) Vol. VI, Paleontology): Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia (1896-1899), Princeton University. 499 pp
- Sinclair, W. J. (1909). Mammalia of the Santa Cruz beds. Part I Typotheria. Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia (1896-1899), Princeton University. Vol 6, 1-110

- Soibelzon, E., Gasparini, G. M., Zurita, A. E., y Soibelzon, L. H. (2008). Análisis faunístico de vertebrados de las "Toscas del Río de La Plata" (Buenos Aires, Argentina): un yacimiento paleontológico en desaparición. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales*, 10(2), 291-308
- Soibelzon, E., Miño-Boilini, A. R., Zurita, A. E., y Krnpotic, C. M. (2010). Los Xenarthra (Mammalia) del Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27(3), 449-469
- Soibelzon, E., y Tonni, E. P. (2009). Early Pleistocene glaciations in Argentina (South America) and response of the mammals: the case of the Pampean region. *Current Research in the Pleistocene Archives* (26), 175-177.
- Soibelzon, L., y Prevosti, F. J. (2008). Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. Palma de Mallorca.
- Stein, B. R. (2000). Morphology of subterranean rodents. En: Lacey, E.; Patton, A.; Cameron, G. N. (eds) *Life Underground: The biology of Subterranean Rodents*. University of Chicago Press. Chicago. 19-26 pp
- Stein, B. R., y Casinos, A. (1997). What is a cursorial mammal? *J. Zool., Lond.*, 242, 185-192.
- Stirton, R. A. (1953). A new genus of Interatheres from the Miocene of Colombia (Vol. 29). London: Cambridge University Press.
- Strecker, M. R., Cervený, P., Bloom, A. L., y Malizia, D. (1989). Late Cenozoic tectonism and landscape development in the foreland of the Andes: Northern Sierras Pampeanas (26-28S), Argentina. *Tectonics*, 8(3), 517-534
- Swanson, K. E., Noble, D. C., McKee, E. H., Semere, T., Martínez, C., y Cirbian, M. (1987). Major revision in the age of rock units and tectonic events in the northern Altiplano Basin of Bolivia. *Geological Society of America*, 19, 456.
- Swofford, D. L. (2002). PAUP* [Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods)] *Dictionary of Bioinformatics and Computational Biology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Sydow, H. (1988). Postcranial skeleton of *Trachytherus* (Mammalia, Notoungulata) with an evaluation of dentition. Master's thesis. University of Florida, Gainesville. .

- Szalay, F. S., y Dagosto, M. (1980). Locomotor adaptations as reflected on the humerus of paleogene primates. *Folia Primatol* (Basel), 34(1-2), 1-45.
- Szalay, F. S., y Sargis, E. J. (2001). Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Paleocene of Itaboraí, Brazil, and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas*, 23, 139-302.
- Takai, F., Arozqueta, B., Mizuno, T., Yoshida, A., y Kondo, H. (1984). On fossil mammals from the Tarija departemento, Southern Bolivia. *The Research Institute of Evolutionary Biology*, 4, 1-63
- Tauber, A. A. (1997). Bioestratigrafía de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en el Extremo Sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana*, 34(4), 13-26
- Tauber, A. A. (1997a). El registro Mesotheriidae (Notuungulata) en la provincia de Córdoba, República Argentina. *Ameghiniana*, 34, 125
- Taylor, B. K. (1978). The anatomy of the forelimb in the anteater (*Tamandua*) and its functional implications. *Journal of Morphology* 157, 347-368
- Tedford, R. H., y Harington, R. (2003). An Arctic mammal fauna from the Early Pliocene of North America. *Nature*, 425, 388-390.
- Tomassini, R., Montalvo, C. I., Deschamps, C., y Manera, T. (2013). Biostratigraphy and biochronology of the Monte Hermoso formation (early Pliocene) at its type locality, Buenos Aires province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 48, 31-42
- Tonni, E., P., Nabel, P., Cione, A. L., Etchichury, M., Tófaló, R., Scillato Yané, G., . . . A., C. (1999). The ensenada and Buenos Aires formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 12, 273-291.
- Townsend, B., y Croft, D. A. (2010). Middel Miocene mesotheriine diversity at Cerdas, Bolivia and a reconsideration of *Plesiotypotherium minus*. *Paleontológica Electrónica*, 13(1), 36 p
- Turnbull, W. D. (1970). Mammalian masticatory apparatus (Vol. 18): *Fieldiana Geology*. 18, 1-356
- Velasco, C., Barrientos, M., Ponce, J., y Avila, W. (1966). Quechisia Serv. Geol. Bolivia. La Paz, Hoja No. 6331

- Verzi, D., Deschamps, C., y Tonni, E. P. (2004). Biostratigraphic and palaeoclimatic meaning of the Middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kraglievichi* (Caviomorpha, Octodontidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 212, 315-329.
- Villarroel, C. (1972). Les mesotherines du Pliocene de Bolivie leurs rapports avec ceux d'Argentine [Tesis doctoral sin publicar]. Université de Paris
- Villarroel, C. (1974a). Les mésothérinés (Notoungulata, Mammalia) du Pliocène de Bolivie leurs rapports avec ceux d'Argentine. *Annales de Paléontologie*, 60(2), 245-281
- Villarroel, C. (1974b). Un Mésothériiné nouveau (Notoungulata, Mammalia) dans le Miocène supérieur de Bolivie. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 2^oSemestre 279(279, N°7), 554 Série D-539
- Villarroel, C. (1978). Edades y correlaciones de algunas unidades litoestratigráficas del altiplano boliviano y estudio de algunos representantes mesotheriinos. *Revista de la Academia Nacional de Ciencias de Bolivia*, 1, 159-170
- Villarroel, C., Sempere, T., y Marshall, L. G. (1994). Un nuevo *Trachytherus* (Notoungulata, Mammalia) en el terciario de la faja subandina norte de Bolivia. *Memorias del XI Congreso Geológico de Bolivia*, La Paz., 28-32
- Villarroel, C., y Marshall, L. G. (1983). Two new late tertiary marsupials (Hathlyacyninae and Sparassocyninae) from the bolivian altiplano. *Journal of Paleontology*, 57(5), 1061-1066
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Cassini, G. H., y Toledo, N. (2016). Forma y función en paleobiología de vertebrados. La Plata: Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP).
- Vizcaíno, S. F., Cassini, G. H., Toledo, N., y Bargo, M. S. (2012). On the evolution of Large Size in Mammalian Herbivores of Cenozoic Faunas of Southern South America. In B. Patterson y C. L. (Eds.), *Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent Neotropical mammals*. Chicago: University Chicago Press. 76-101 pp
- Waibl, H., Gasse, H., y Hashimoto, Y. (2005). *Nomina Anatomica Veterinaria*. . Hannover: International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, World Association of Veterinary Anatomist

- Welker, F., Collins, M. J., Thomas, J. A., Wadsley, M., Brace, S., Cappellini, E., . . . MacPhee, R. D. (2015). Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. *Nature*, 522(7554), 81-84
- Woodburne, M. O. (2010). The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *J Mamm Evol*, 17(4), 245-264
- Woodburne, M. O., Goin, F. J., Bond, M., Carlini, A. A., Gelfo, J. N., López, G. M., . . . Zimicz, A. N. (2013). Paleogene Land Mammal Faunas of South America; a Response to Global Climatic Changes and Indigenous Floral Diversity. *Journal of Mammalian Evolution*, 21(1), 1-73
- Zurita, A. E., Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J. (2008). A new species of *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957 (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) from the Middle Pleistocene of the Pampean region, Argentina. *Geodiversitas*, 30(4), 779-791

